

SÉRIE A,
N° DE SÉRIE : 1572
N° D'ORDRE : 2438

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

MARIUS CHADEFAUD

Agrégé des Sciences naturelles, Professeur à l'Ecole Turgot, à Paris

1^{re} THÈSE. — Le Cytoplasme des Algues vertes et des Algues brunes, ses éléments figurés et ses inclusions.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenue le 28 NOVE 1935 devant la Commission d'examen

MM. GUILLIERMOND, *Président*;

PRENANT	} <i>Examineurs.</i>
COMBES	

— * —

GAP

Louis JEAN, Imprimeur-Editeur, 6, avenue de Provence

—
1935



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A,
N^o DE SÉRIE : 1572
N^o D'ORDRE : 2438

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

MARIUS CHADEFAUD

Agrégé des Sciences naturelles, Professeur à l'Ecole Turgot, à Paris

1^{re} THÈSE. — Le Cytoplasme des Algues vertes et
des Algues brunes, ses éléments figurés et
ses inclusions.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenue le

1935 devant la Commission d'examen

MM. GUILLIERMOND, *Président* ;

PRENANT
COMBES

} *Examineurs.*



G A P

LOUIS JEAN, Imprimeur-Editeur, 6, avenue de Provence

1935

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen honoraire.... M. MOLLIARD.
Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Professeurs hono- raires	H. LE CHATELIER.	Léon BRILLOUIN.	AUGER.
	H. LEBESGUE.	GOURSAT.	BLAISE.
	A. FERNBACH.	WALLERANT.	DANGEARD.
	A. LEDUC.	GUILLET.	JANET.
	Emile PICARD.	PECHARD.	LESPEAU.
	Rémy PERRIER.	FREUNDLER.	MARCHIS.
			MOUTON.

PROFESSEURS

Gabriel BERTRAND T	Chimie biologique.	A. DEBIERNE... T	Radioactivité.
M. CAULLERY ... T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).	A. DUFOUR..... T	Physique (P. C. B.).
G. URBAIN T	Chimie générale.	L. DUNOYER.....	Optique appliquée.
Emile BOREL T	Calcul des probabilités et Physique mathém.	A. GUILLIERMOND. T	Botanique (P. C. B.).
Jean PERRIN T	Chimie physique.	M. JAVILLIER....	Chimie biologique.
H. ABRAHAM T	Physique	L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
E. CARTAN T	Géométrie supérieure.	ROBERT-LÉVY ...	Zoologie.
M. MOLLIARD ... T	Physiologie végétale.	F. PICARD.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
L. LAPICQUE T	Physiologie générale.	Henri VILLAT ... T	Mécanique des fluides et applications.
E. VESSIOT T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	Ch. JACOB T	Géologie.
A. COTTON T	Recherches Physiques.	P. PASCAL T	Chimie minérale.
J. DRACH T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	M. FRÉCHET ... T	Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
Charles FABRY .. T	Enseignement de Physi- que.	E. ESCLANGON... T	Astronomie.
Charles PÉREZ .. T	Zoologie.	M ^{me} RAMART-LUCAS T	Chimie organique.
Léon BERTRAND . T	Géologie structurale et géologie appliquée.	H. BÉGHIN..... T	Mécanique physique et expérimentale.
P. PORTIER T	Physiologie comparée.	Foch	Mécanique expérimenta- le des fluides.
E. RABAUD T	Biologie expérimentale.	PAUTHENIER	Botanique (P. C. B.).
M. GUICHARD....	Chimie minérale.	De BROGLIE..... T	Théories physiques.
Paul MONTEL ... T	Théorie des fonctions et Théorie des transfor- mations.	CHRÉTIEN	Optique appliquée.
P. WINTREBERT. . T	Anatomie et histologie comparées.	P. JOB	Chimie générale.
L. BLARINGHEM.. T	Botanique.	LABROUSTE	Physique du globe.
O. DUBOSCQ T	Biologie maritime.	PRENANT	Zoologie.
G. JULIA T	Application de l'analyse à la Géométrie.	VILLEY	Mécanique physique et expérimentale.
C. MAUGUIN T	Minéralogie.	BOHN	Zoologie (P. C. B.).
A. MICHEL-LÉVY. T	Pétrographie.	COMBES	Botanique.
H. BÉNARD T	Mécanique expérimentale des fluides.	GARNIER	Calcul différentiel.
A. DENJOY T	Calcul différentiel et calcul intégral.	PÉRÈS	Mécanique des fluides.
L. LUTAUD T	Géographie physique et géologie dynanique.	HACKSPILL	Chimie (P. C. B.).
Eugène BLOCH .. T	Physique théorique et physique céleste.	LAUGIER	Physiologie générale.
G. BRUHAT.....	Physique.	TOUSSAINT	Technique aéronautique.
E. DARMOIS....	Physique.	M. CURIE	Physique (P. C. B.)
		G. RIBAUD..... T	Hautes températures.
		CHAZY	Mécanique rationnelle.
		GAULT	Chimie (P. C. B.).
		CROZE	Physique.
		DUPONT T	Théories chimiques.
		LANQUINE T	Géologie.
		VALIRON	Mathématiques.

Secrétaire A. PACAUD
Secrétaire honoraire D. TOMBECK.



LE CYTOPLASME

des Algues vertes et des Algues brunes.

Ses éléments figurés et ses inclusions.

INTRODUCTION.

Les deux premières parties de ce travail sont consacrées à l'étude des éléments figurés et des inclusions du cytoplasme des Algues, c'est-à-dire leur *plastidome*, leur *chondriome*, leur *vacuome*, leurs *inclusions lipidiques* et, le cas échéant, des formations cytologiques de nature souvent mal connue, au premier rang desquelles on doit placer les *physodes*, ou « grains de fucosane », des Phéophycées, dont on retrouve l'équivalent dans quelques autres groupes. Dans la dernière partie, qui est beaucoup plus courte, je me suis efforcé en outre, dans la mesure où la chose m'était possible, de développer quelques idées inspirées par l'étude du cytoplasme fondamental lui-même, dont la connaissance est encore si imparfaite. Je comptais primitivement limiter mes recherches aux seules Phéophycées. Au cours de mon travail, j'ai été amené à les comparer aux autres Algues brunes (Chrysophycées, Diatomées, Cryptophycées, Dinophycées), puis aux Xanthophycées ou Hétérokontes apparentées à certaines de celles-ci. Cela m'a conduit tout naturellement à étudier aussi les Chlorophycées iso-kontes, dont l'intérêt cytologique est d'ailleurs considérable. Ainsi s'explique la délimitation de mon sujet, qui n'est aucunement arbitraire. C'eût été l'enfler démesurément qu'examiner par surcroît les Algues rouges et les Algues bleues.

Bien que toute considération d'un autre ordre n'ait pas été exclue de ce travail, et qu'on y puisse trouver, notamment, des données sur



la physiologie du vacuome et de ses inclusions, sur le rôle des tannoïdes, et sur certains processus d'excrétion chez les Végétaux, mon but essentiel a été de faire œuvre de morphologiste. Avant tout, j'ai voulu esquisser dans ses grandes lignes *la morphologie comparée* d'un certain nombre de constituants figurés des cellules des Algues et, dans la mesure du possible, celle du cytoplasme fondamental lui-même. Ceci appelle un commentaire, d'ordre méthodologique.

D'abord, le sens même du mot « morphologie » doit être, précisé. Dans le domaine cytologique, plus encore que dans celui de l'anatomie proprement dite, on ne saurait en effet se borner à envisager seulement la *forme* et l'*aspect* des choses. Pour caractériser avec précision les constituants de la cellule, avant de chercher à établir des comparaisons, il est en outre indispensable d'en examiner les *propriétés physico-chimiques* et le *comportement physiologique*. Ce qu'il faut comparer, ce sont donc des éléments définis davantage encore par leurs caractères chimiques et physiologiques que par les formes, souvent très variées, qu'ils peuvent revêtir.

Ceci dit, le chercheur qui s'attache à l'étude des cellules et de ses constituants ne saurait borner son effort à les décrire et les analyser chez le plus grand nombre d'espèces possibles. Une fois avancé ce travail préliminaire d'inventaire, une double tâche s'impose à son activité.

D'une part, de chaque élément cytologique commun aux espèces étudiées, il doit s'efforcer de retracer les tendances évolutives. Il ne s'agit pas là de construire un tableau phylogénétique, où les espèces seraient enchaînées les unes aux autres comme si elles descendaient les unes des autres. La chose est impossible. Il est en effet fort peu probable qu'aucune espèce actuelle descende d'une autre espèce actuelle, et notre connaissance des espèces fossiles, en Algologie, est presque nulle. Et un tel tableau est toujours, avant tout, œuvre d'imagination. Il s'agit, d'un façon beaucoup plus positive, de caractériser les divers aspects que peut prendre, selon les espèces, l'élément cytologique étudié. La comparaison des divers groupes de la classification montre que ces aspects, si on néglige les détails secondaires, ne sont pas variés à l'infini; ils sont en petit nombre, et se retrouvent partout sensiblement les mêmes; on peut enfin, partant de l'un d'eux plus ou moins arbitrairement choisi, les disposer selon un certain ordre, à peu près invariable, comme s'ils dériveraient les uns des autres. Cela se dégage avec la même force qu'une loi.

D'autre part, le morphologiste doit s'efforcer de comprendre les mécanismes, d'ordre mécanique ou physico-chimique, qui conditionnent ces divers aspects. Ayant dégagé, pour chaque élément, la loi qui permet de rattacher les formes observées les unes aux autres, il doit essayer d'en saisir la raison physiologique.

En me livrant à un travail de ce genre sur les éléments du cytoplasme des Algues, j'ai cru faire œuvre doublement utile. J'ai pensé d'abord contribuer au perfectionnement de l'*Algologie*, puisque cela revenait à approfondir certains points de notre connaissance des Algues et que, dans leur cas, les caractères cytologiques, souvent aussi remarquables que faciles à observer, ne sauraient être négligés même des purs systématiciens. J'ai pensé d'autre part apporter une utile contribution à l'édifice de la *Cytologie générale*. Etudier les constituants du cytoplasme chez les Algues, c'est en effet, selon toute vraisemblance, les observer sous leurs états les plus primitifs connus; c'est donc acquérir un point de départ pour en connaître l'évolution, qu'on ne saurait déduire de l'examen, même approfondi, des seules Plantes supérieures. Or, il est bien évident que, sans la connaissance approfondie de cette évolution, la Cytologie générale ne peut être édifiée sur des bases solides.

Un tel travail nécessitait la mise en œuvre d'un grand nombre de faits. J'ai utilisé d'une part le résultat de mes observations personnelles, consignées dans les planches et les figures dont ce mémoire est illustré, plutôt que dans de longues descriptions particulières, et d'autre part les données des nombreux auteurs, Algologues ou Cytologistes, qui ont avant moi abordé ce sujet.

De tous les faits examinés et confrontés, il m'a paru se dégager une idée d'ordre très général, qui pourrait être la conclusion de mon travail : *en toutes ses parties, la matière vivante, même quand elle semble homogène et amorphe, possède une structure orientée, ou orientable*. Il est possible que la vie soit liée à cette structure de la matière, comme l'état cristallin dépend de la disposition et de l'orientation des atomes selon un plan déterminé.

Je n'espère — ni même ne souhaite — que cette conclusion, que d'autres avant moi, d'ailleurs, avaient déjà formulée, soit admise sans critique. J'ai commis des erreurs au cours de mes recherches, j'en ai rectifié quelques unes dans ce mémoire, mais il est bien improbable qu'il n'en ait subsisté aucune. Et, si forte qu'ait pu être ma conviction, je ne saurais cacher que cette conclusion renferme une part d'hypo-

thèse. Mais alors même que ceux qui la critiqueront m'en démontreraient l'inexactitude, si elle a provoqué leurs recherches, mon temps ni ma peine n'auront été perdus.

M. le Professeur P.-A. DANGEARD, qui a orienté mes premières recherches, m'avait fait l'honneur de bien vouloir présider mon jury de thèse; son départ l'en a empêché. Avec la plus grande amabilité, M. le Professeur A. GUILLIERMOND a accepté de le remplacer. M. le Professeur L. MANGIN m'a très cordialement accueilli au laboratoire de Cryptogamie du Museum, et à celui de Saint-Servan. Grâce à la grande amabilité de son successeur M. le Professeur P. ALLORGE, ce mémoire a pu paraître, ainsi que sa volumineuse illustration, dans la *Revue algologique*. M. le Professeur CH. PÉREZ m'a permis de travailler au laboratoire de Roscoff; M. E. CHEMIN m'y a initié à l'étude des Algues marines. Au laboratoire de Cryptogamie du Museum, MM. HAMEL et LAMI ont inlassablement mis à ma disposition leur profonde connaissance de l'Algologie, et le second m'a en outre aidé dans le fastidieux travail de la mise au point et de la préparation typographique de cet ouvrage. J'ai utilisé à diverses reprises le matériel de choix constitué par de belles cultures d'Algues de M. LEFÈVRE, et ce chercheur a de plus bien voulu m'aider dans le contrôle de plusieurs observations vitales. M. FELDMANN m'a rapporté de Banyuls un matériel précieux, et précieuses aussi ont été pour moi les nombreuses conversations échangées, au cours de ce travail, avec mon excellent ami A. FAMIN. Je ne saurais enfin oublier M. MICHAUD, instituteur-honoraire à Jonzac, qui fut mon premier maître, et dont l'influence a été pour moi capitale. A tous, maîtres ou camarades, j'adresse mes remerciements.

PREMIÈRE PARTIE

Les éléments figurés et les inclusions du cytoplasme chez les Chlorophycées

Le groupe des Chlorophycées isokontes, ou Euchlorophycées, est trop connu pour qu'il soit nécessaire d'en rappeler ici la définition. Nous n'en séparerons pas les Conjuguées, ou Chlorophycées akontes, qui, du point de vue d'où nous allons nous placer, s'en rapprochent considérablement, bien qu'elles représentent certainement un phylum distinct.

Des quatre chapitres qui constituent cette première partie, les deux premiers seront consacrés au plastidome de ces Algues, le troisième à leur chondriome, le dernier à leur vacuome et, plus brièvement, à leurs inclusions lipidiques.

CHAPITRE PREMIER.

MORPHOLOGIE COMPARÉE DU PLASTIDOME
DES CHLOROPHYCÉES

La notion de *plastidome*, qui remonte en fait aux travaux de SCHIMPER (1881-83-85) est suffisamment classique pour qu'il soit inutile, au lendemain de la publication du *Traité de Cytologie végétale* de GUILLIERMOND, MANGENOT et PLANTEFOL, d'en faire ici un exposé détaillé. Rappelons seulement quelques points essentiels.

Toute cellule végétale — les Bactéries et les Cyanophycées seules exceptées — est pourvue d'un *plastidome*.

Chez les plantes supérieures, celui-ci est constitué par un ensemble de *plastides* complètement séparés les uns des autres. Sous leur forme la plus simple, dans les cellules incolores des méristèmes par exemple, ce sont des éléments généralement filamenteux, de nature lipo-protéique, doués des propriétés dites « mitochondriales ». Mais en général ces éléments élaborent des substances qui les rendent beaucoup plus gros et plus visibles : amidon dans les amyloplastides, albuminoïdes de réserve dans les protéoplastides, pigments carotinoïdes dans les chromoplastides, enfin et surtout chlorophylle dans les chloroplastides. C'est assez dire qu'ils jouent un rôle de premier plan dans la vie de la cellule. Tout plaste provient de la division d'un plaste préexistant ; jamais une différenciation locale du cytoplasme fondamental ne peut en engendrer un. Par contre, un plaste d'une catégorie quelconque peut provenir de la transformation d'un plaste d'une autre catégorie.

Chez quelques Archégoniates inférieures, les *Anthoceros* et diverses Sélaginelles, les choses sont déjà sensiblement différentes. Le plastidome est tout aussi radicalement distinct du cytoplasme fondamental, mais il est formé, dans chaque cellule, d'un seul élément. Relativement volumineux, cet élément est en forme de croissant ou de coupe tapissant la paroi cellulaire chez les *Anthoceros* ; il est très allongé et moniliforme dans la plupart des cellules des Sélaginelles. Chez les *Anthoceros*, il renferme un amas de petits globules protéiques de nature spéciale, ou « pyrénosomes », dont l'ensemble équivaut à un « pyrénoloïde » d'algue.

Or, dans presque tous les phylums d'Algues, chez les formes réputées inférieures d'après l'ensemble de leurs caractères, c'est aussi sous la forme d'un élément unique, volumineux et complexe que se présente le plastidome de chaque cellule. Cet élément ou « chromatophore » est constitué par une substance fondamentale en principe chargée de pigments chlorophylliens, et il peut élaborer des grains d'amidon, des pyrénoides protéiques souvent formés de pyrénosomes, et des inclusions carotinifères, dont le stigma des cellules flagellées est l'exemple le plus connu. Il a donc, en un mot, à la fois les caractères d'un chloro-, d'un amylo-, d'un protéo- et d'un chromoplaste.

Pourtant, ce chromatophore n'est pas à proprement parler un plaste. Il représente en fait le plastidome entier, c'est-à-dire l'équivalent de tous les plastes d'une cellule de plante supérieure, réunis en une seule masse continue. Le cas des Sélaginelles, dont EMBERGER (1923) a donné une excellente description cytologique, est à cet égard particulièrement démonstratif: l'élément plastidial unique des jeunes cellules devient, chez certaines espèces un simple ruban moniliforme continu, tandis que chez d'autres il se morcelle en un système de plastes distincts.

Dans chaque grand phylum du règne végétal, Archégoniates comprises, l'évolution du plastidome comporte donc deux stades extrêmes bien caractérisés: les espèces primitives sont « archéoplastidiées », avec, dans chaque cellule, un chromatophore unique, souvent complexe, représentant un plastidome continu; les formes évoluées sont « métaplastidiées », et leur plastidome est morcelé en plastes indépendants, de structure simple. Entre ces deux termes extrêmes se rencontre d'ailleurs une série de types intermédiaires variés et mal définis, « mésoplastidiés ». Une théorie morphologique du plastidome des cellules végétales suppose une connaissance complète de tous ces stades de son évolution.

La structure archéoplastidiée, connue depuis longtemps, et à laquelle son caractère primitif confère un intérêt évident et de premier ordre, n'a encore fait l'objet d'aucune analyse méthodique approfondie. L'étude des Chlorophycées isokontes va nous permettre de combler partiellement cette lacune. Nulle part, en effet, la structure archéoplastidiée n'est réalisée chez un aussi grand nombre d'espèces, ni avec tant de variantes, dont l'étude comparative permette de s'en faire une idée complète, et d'en saisir les mécanismes.

A quelles tendances évolutives obéit leur plastidome? Quels facteurs règlent sa morphologie et son évolution? Quelles relations peut-on trouver entre le jeu de ces facteurs, et son activité physiologique? Et comment passe-t-il à l'état méso-, puis métaplastidié? Autant de questions auxquelles nous essayerons de fournir une réponse.

I.

LE PLASTIDOME DES VOLVOCALES
ET DES PROTOCOCCALES.

La plupart des Volvocales et des Protococcales sont franchement archéoplastidiées, mais la morphologie de leur chromatophore est, selon les espèces, extrêmement variée.

C'est surtout chez les Volvocales qu'elle a été étudiée en détail, grâce aux travaux des nombreux chercheurs qui, depuis EHRENBURG se sont intéressés à ces petites Algues flagellées. La plupart des résultats acquis ont été réunis par A. PASCHER (1925) dans le volume de la « Süsswasserflora » qui leur est consacré; ils servent de base au groupement systématique des espèces dans les genres *Chlamydomonas* et *Carteria*. On trouvera des renseignements complémentaires, souvent très intéressants, dans les publications plus récentes du même auteur, ainsi que dans celles de GEITLER, KORSCHIKOFF, CONRAD et MÆWUS.

Cela nous dispensera de donner ici un exposé détaillé du sujet, qui est très vaste. Nous nous bornerons à en esquisser un tableau d'ensemble, d'où nous nous efforcerons de tirer les enseignements d'ordre général qu'il peut comporter.

1°) *Les divers types de chromatophore chez les Volvocales
et les Protococcales archéoplastidiées.*

On peut en principe reconnaître, dans un chromatophore, deux parties : une *lame pariétale*, entière ou diversement découpée, qui tapisse la paroi du protoplaste, et une ou plusieurs *masses pyrénifères*, plus ou moins volumineuses, logeant chacune un pyrénôïde.

*
**

a) Chez beaucoup d'espèces, que nous qualifierons d'*oligopyrènes*, il n'y a qu'une ou deux masses pyrénifères, dont la position est à peu près rigoureusement définie. Ces masses peuvent être situées dans l'axe du corps cellulaire (tableau A), ou au contraire sur le côté, pleuralement (tableau B).

Nous considérerons comme fondamental le type *amphipyrene*, à deux masses pyrénifères axiales, l'une en avant du noyau, l'autre en

arrière (a_1 à a_4 , tableau A) : on peut y rattacher tous les autres, et c'est lui que nous retrouverons chez les Conjuguées. Un plastidome amphipyrrène est formé de deux demi-chromatophores qui, lorsque

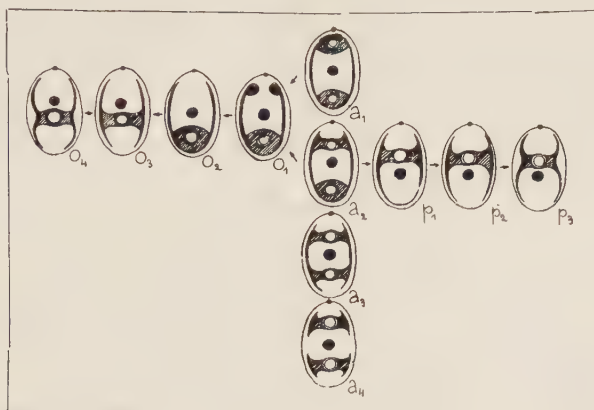


TABLEAU A. — Chromatophores oligopyrènes à pyrénoides axiaux (schémas).

a_1 à a_4 = types amphipyrrènes. — a_1 = peut être *Chlamydomonas metastigma* Klein, et divers *Hamatococcus*; a_2 = *Chl. pertusa* Chodat et *Chl. sacculiformis* Korsh; a_3 = *Chl. doliohum* Pascher; a_4 = *Chl. zygnemoides* Pascher et *Cylindromonas fontinalis* Hansgirg.

o_1 à o_4 = types opisthopyrrènes. — o_1 = *Chlamydomonas decipiens* Pasch; o_2 = *Euchlamydomonas*, *Eucarteria*, etc...; o_3 = ébauché chez *Pyramidomonas delicatula* Griffith et *Carteria viridestriata* Pascher, réalisé chez divers *Chlamydomonas* de la sect. *Agloë*, divers *Pyramidomonas*, *Platymonas tethrahele*, etc...; o_4 = *Chl. biciliata* Korsch.

p_1 à p_4 = types propyrrènes. — p_1 = *Chlamydomonas regularis* Korsch., parfois *Chl. limosa* Pascher, probablement *Chl. Waldenburgensis* Mæwus; p_2 = *Chl. cylindrica* Chodat, *Chl. obversa* Pascher, *Carteria micronucleata* Korsch., *C. crucifera* Korsch., *Spherellopsis Agloë* Pascher, etc...

(Dans toutes les figures, le pôle antérieur est marqué par un point, et le noyau par un cercle noir).

la lame pariétale perd de l'importance, peuvent finir par se séparer complètement, comme on le voit en a_4 .

La disparition de la masse pyrénifère antérieure, incomplète en o_1 , complète en o_4 , o_3 et o_1 , conduit au type *opisthopyrrène*, qui est le plus communément réalisé. Moins fréquente, celle de la masse postérieure, encore inachevée en p_1 , conduit de même au type *propyrrène* (p_2 et p_3).

Dans ces trois types, les masses pyrénifères peuvent être *polaires* (a_1 , o_1 et o_2) ou, se déplaçant vers le noyau, prendre entre celui-ci et l'extrémité de la cellule une position *médiane* (a_3 et a_4 , o_3 et o_4 ,

p_2 et p_3). Dans ce dernier cas, le chromatophore peut présenter à leur niveau un étranglement, et prendre ainsi la forme d'un sablier (o_1 et p_3).

Nous verrons plus loin comment les types à pyrénolide latéral, ou *pleuropyrènes* (tableau B) se rattachent aux précédents. Le corps cellulaire des espèces qui les réalisent présente souvent une dorsiventralité assez accusée ; c'est contre sa face la plus convexe, ou face dorsale, qu'est placée la masse pyrénifère, soit en avant, soit en arrière

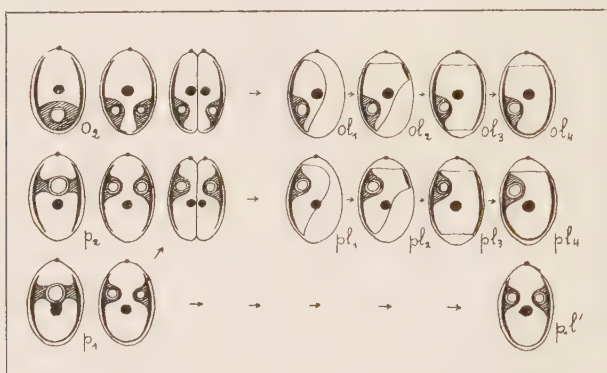


TABLEAU. B. — Chromatophores oligopyrènes à pyrénolides pleuraux, et leur dérivation possible à partir des chromatophores à pyrénolides axiaux (schémas).

p_2 = chromatophores opisthopyrène et son mode de division ; ol_1 à ol_4 = chromatophores pleuropyrènes rattachables à o_2 .

p_2 = chromatophore propyrène, et son mode de division ; pl_1 à pl_4 = chromatophores pleuropyrènes rattachables à p_2 .

p_1 = autre type de chromatophore propyrène, auquel se rattache le type pleuropyrène p_1' .

Exemples. — ol_1 et pl_1 = *Chlamydomonas ovalis* Pascher, parfois *Chl. ovata* Dangeard et *Carteria Dangeardi* Troitzkaja ; ol_2 et pl_2 = parfois *Chl. ovata* Dang. et *Carteria Dangeardi* Troitzk. ; ol_3 et pl_3 = *Chlamydomonas minutissima* Korsch., *Chl. conversa* Korsch., *Chl. cylindrica* Pasch., *Chl. badensis* Mæwus, *Chl. Kakosmos* Mæwus, parfois *Carteria Dangeardi* Troitzk. ; ol_4 et pl_4 = *Chl. sphagnophila* Pasch., *Chl. pennata* Pasch. ; *Chl. eumetablos* Mæwus, *Chl. eupapillata* Mæw. ; p_1' = *Chl. longistigma* Dill. ; *Chl. securis* Pascher, *Chl. bicocca* Pascher.

du noyau. Dans le cas le plus simple (ol_1 et pl_1) le chromatophore est réduit à une plaque pleurale tapissant cette face. En ol_2 et pl_2 , il se développe dans la partie antérieure de la cellule, de façon à encercler le pôle antérieur. Ce développement s'étendant à la région postérieure, il prend l'aspect d'un manchon ouvert aux deux extrémités (ol_3 et pl_3) ; il peut même se fermer en arrière et devenir urcéolé (ol_4 et pl_4). Quel-

ques espèces comme *Chlamydomonas ovata* DANGEARD et *Carteria Dangeardi* ТРОИТЗКАЯ (v. légende du tableau B) réalisent tantôt l'une, tantôt l'autre de ces dispositions.

Le type également *pleuropyrène* pl, du tableau B. connu chez quelques *Chlamydomonas*, diffère des précédents par l'existence, dans un chromatophore urcéolé, de deux masses pyrénifères symétriquement placées par rapport à l'axe de la cellule. Il faut sans doute y rattacher le cas de *Chlamydomonas cingulata* PASCHER, chez lequel on observe, dans un chromatophore urcéolé, un pyrénioïde en forme d'anneau équatorial, souvent divisé en tronçons inégaux.



b) A tous les types *oligopyrènes* ainsi définis paraît pouvoir s'associer, en ce qui concerne la lame pariétale du chromatophore, le même jeu de variations, comme le tableau à double entrée C permet de le constater. Tous les cas théoriquement possibles ne sont cependant pas connus.

Dans la colonne α , la lame pariétale est entière, ou, plus souvent, irrégulièrement sillonnée, fissurée ou fenêtrée. En β , elle est subdivisée en lanières régulièrement disposées, par un système de fissures parallèles à l'axe de la cellule, ou orientées autour du pyrénioïde. Ce sont là les cas les plus fréquemment réalisés.

En γ elle est subdivisée non plus en lanières, mais en plaques pariétales discoïdes, ressemblant à des plastes, que des tractus peuvent maintenir en relation avec la masse pyrénifère.

En δ , elle est entière, mais sa surface externe se hérisse de côtes longitudinales parallèles, de sorte qu'elle cesse d'être complètement pariétale. En ϵ , ces cotés font place à des saillies irrégulièrement disposées.

Dans tous les cas, la lame pariétale peut être très réduite : le chromatophore est alors massif. Sur les rangées horizontales A' et B' sont figurés les chromatophores massifs correspondant aux chromatophores à lame pariétale développée des rangées A et B.

Parmi les nombreux aspects de chromatophores oligopyrènes ainsi réalisés, quelques uns sont assez fréquents ou assez remarquables pour mériter une dénomination spéciale. A α du tableau C est le chromatophore urcéolé classique; on le trouvera réalisé chez *Tetraspora lubrica*, avec une lame pariétale irrégulièrement fissurée (pl. 1). C γ sera dit « radié », ou « astériforme » : on l'observe chez les *Aste-*

α	β	γ	δ	ϵ	
					A
					A'
					B
					B'
					C
					D
					E
					F

TABLEAU C. — Principaux aspects du plastidome chez les Volvocales et les Protococcales archéoplastidiées (schémas).

SÉRIE A. — Type opisthopyrène urcéolé. — α = chromatophore urcéolé classique; β = divers *Pydamidomonas*; γ = peut être (?) *Chlamydomonas fallax* Pascher; δ = *Chl. Steinii* Gor.; ϵ = *Chl. pteromonoides* Chodat, et un *Chl.* confondu par Dill (1895) avec son *Chl. stellata*.

SÉRIE A'. — Type opisthopyrène urcéolé à lame pariétale réduite. — α = *Chl. gyroides* Pascher, *Chl. ametastatos* Mœvus, *Dunaliella salina* Théod., *Tetraciella adherens* Pascher et Petrova; β = *Chl. basistellata* Pascher; ϵ = *Trebouxia humicola* Puymaly, peut-être *Characiella Rukwe* et *Carteria radiosa* Korsch.

SÉRIE B. — Type amphipyrene. — α = *Chlamydomonas dolioolum* Pascher; β = *Chl. Kleinii* Schmidle; γ = *Chl. penium* Pascher.

SÉRIE B' — Type amphipyrene à lame pariétale réduite. — β *Chl. zygneimoides* Pascher; ϵ = *Cylindromonas fontinalis* Hansgirg.

SÉRIE C. — Type pro ou opisthopyrène à pyrénoloïde médian. — α = *Chlamydomonas* divers de la sect. *Agloë*, *Sperellopsis Agloë* Pascher, etc...; β_1 = *Chlamydomonas*

rococcus (p et q , pl 1). A'ε et B'ε sont des chromatophores, ou des demi-chromatophores massifs « étoilés »; on obtiendrait le même aspect, à partir d'un chromatophore astériforme, par disparition des plaques pariétales.

Ces aspects sont d'ailleurs rattachés les uns aux autres par des intermédiaires. La Volvocale opisthopyrène *Platymonas tetrathele* (fig. 5 du texte) en fournit un bon exemple. La lame pariétale de son chromatophore, divisée dans toute sa longueur en quatre rubans longitudinaux, correspondant aux quatre lobes du corps cellulaire, n'est pas rattachée à la masse pyrénifère médiane par quatre travées horizontales simples, comme on s'y attendrait mais par un système de tractus entre lesquels se logent des vacuoles, ce qui représente un acheminement manifeste vers le type astériforme.

*
**

e) Nous appellerons *pléiopyrènes* les types archéoplastidiés à plusieurs pyrénoides. Chacun d'eux correspond à un des types monopyrènes, dont il paraît dériver. Certaines espèces pléiopyrènes sont d'ailleurs monopyrènes au début de leur développement, et la pléiopyrénie présente deux degrés. Au premier degré, tout proche de l'état monopyrène, on reconnaît encore un pyrénouide principal : sa position dans le chromatophore est rigoureusement définie, et il est plus gros que les pyrénoides accessoires qui l'accompagnent. Au second degré, tous les pyrénoides sont au contraire équivalents. Ces deux degrés ne procèdent d'ailleurs pas forcément l'un de l'autre.

Chlamydomonas nasuta Korsch., selon KATER (1929), *Sykidion Gomphonematis* MEYER, selon K. J. MEYER (1930) sont, au début de

obtusata Korsh., *Carteria truncata* Conrad; β_2 = *Chlamydomonas rhopaloides* Korsh.; γ_1 = *Chl. stellata* Dill., *Chl. rotula* Flayfair, *Chl. eradians* Pascher, *Asterococcus*, peut être *Carteria radiosa* Korsh.; γ_2 = *Carteria polychloris* Pascher, peut-être *Chlamydomonas fallax* Pascher; ε = peut-être *Characiella Rukwa* et *Carteria radiosa*.

SÉRIE D. — Type pro ou opisthopyrène à pyrénouide médian, et étranglé au niveau du pyrénouide. — α = *Chlamydomonas biciliata* Pascher; β = *Chl. arachne* Pascher; δ = *Chl. scarabæus* Pascher.

SÉRIE E. — Type pleuropyrène en forme de plaque pleurale. — α = *Chl. ovalis* Pascher, etc...; β = *Chl. incisa* Korsh.

SÉRIE F. — Type pleuropyrène en forme de manchon, ou urcéolé. — α = divers *Chlamydomonas* et *Carteria*; β = *Chl. conversa* Korsh.; γ = *Chl. leptos* Mæwus.

leur développement, *monopyrènes* avec *chromatophore urcéolé classique*, et deviennent par la suite *pléiopyrènes* au premier degré, par formation de pyrénoides accessoires. Certaines lignées d'*Eudorina elegans* Ehrb., étudiées par HARTMANN (1921), deviennent au contraire, et d'emblée, *pléiopyrènes* au second degré, par multiplication du pyrénoidé d'abord unique.

Les *Chlorochytrium*, Protococeales endophytes dont BRISTOL (1917 et 1920) a débrouillé l'organisation interne, sont des *pléiopyrènes rattachables au type monopyrène astériforme*, bien que la lame pariétale de leur chromatophore ne soit que très incomplètement subdivisée en éléments discoïdes. *Chl. paradoxum* (Klebs) est tantôt monopyrène, tantôt pléiopyrène au premier degré, quelques pyrénoides accessoires pouvant s'observer dans les tractus rayonnants du chromatophore. *Chl. Lemnæ* Cohn est toujours pléiopyrène au second degré : les pyrénoides, tous équivalents, sont à la jonction de la lame pariétale avec les tractus rayonnants, et ils équivalent aux pyrénoides accessoires de *Chl. paradoxum*; le pyrénoidé central a disparu. Le même degré de pléiopyrénie se retrouve chez *Chl. grande* Bristol et *Chl. inclusum* Kjellm. : chez le premier, la lame pariétale a disparu, et les pyrénoides sont logés dans les tractus rayonnants transformés en lobes irréguliers à sommet arrondi; elle subsiste au contraire seule chez le second.

Mais la plupart des Volvocales à plusieurs pyrénoides se rattachent au type pleuropyrène, et sont *pleuro-pléiopyrènes*, que leur chromatophore ait la forme d'un manchon ouvert aux deux extrémités, ou qu'il soit fermé en arrière en forme de coupe.

*
**

d) Enfin, les espèces *apyrènes*, dépourvues de pyrénoides, dérivent aussi des types oligopyrènes, dont elles répètent les dispositions. Chez plusieurs d'entre elles, récemment décrites par PASCHER, on retrouve même l'équivalent d'une masse pyrénifère. Voici quelques exemples empruntés au g. *Chlamydomonas* :

Chl. solida Pascher réalise la disposition du type opisthopyrène urcéolé;

Chl. inversa Pascher, celle du type propyrène à pyrénoidé médian;

Chl. multipes Pascher, celle du type astériforme;

Enfin *Chl. apex* Pascher, *Chl. biconica* Pascher, et *Chl. viride-maculata* Pascher, celles des divers types pleuropyrènes.

P. A. DANGEARD (1933) vient de montrer qu'une espèce pyrénifère (*Scenedesmus acutus*) peut devenir apyrène par mutation. La vie à l'obscurité entraîne, chez cette espèce, la disparition du pyrénioïde, mais sans altérer le pouvoir pyrénogène, qui se révèle dès que les cellules sont replacées à la lumière ; une dessiccation sévère et prolongée fait au contraire disparaître définitivement le pouvoir pyrénogène chez les cellules qui survivent ; ces cellules ont donc subi une mutation, elles sont devenues apyrènes ; elles ont en outre perdu leur pouvoir amylogène, et sont dépourvues d'amidon.

2°) Les facteurs qui conditionnent la morphologie du chromatophore, et le mécanisme de son évolution.

La diversité morphologique dont l'exposé précédent permet d'apprécier l'importance résulte d'une évolution complexe, par le jeu de nombreux facteurs, que nous devons essayer de caractériser.

A. La néoténie.

On peut d'abord invoquer une tendance à la néoténie pour rattacher les uns aux autres les divers types oligopyrènes.

Chez les Volvocales amphipyrrènes, la première bipartition du contenu cellulaire est en principe transversale, et donne deux cellules-filles monopyrènes. L'état monopyrène est par suite l'état initial, au début du développement. Il peut durer assez longtemps puisque, chez *Chlamydomonas penium* Pascher, d'après STEIN, les quatre zoospores ont chacune, au moment de leur libération, un seul pyrénioïde, placé postérieurement. Les types monopyrènes (opistho- ou propyrènes) sont donc *néoténiques* par rapport aux amphipyrrènes, puisqu'ils réalisent à l'état adulte l'état embryonnaire de ces derniers.

De la même façon, les types pleuropyrènes sont *néoténiques* par rapport aux types pro- et opisthopyrènes à bipartition longitudinale. Le tableau B a été disposé de façon à mettre le fait en évidence : *ol* à *ol* se rattachent au type opisthopyrène *o*₂, *pl*₁ à *pl*₁ au type propyrène *p*². La division longitudinale de *o*₂ et de *p*₂ donne en effet deux cellules-filles qui sont, au début de leur développement, pleuropy-

rènes, avec dorsiventralité très accusée. On peut le constater sur les figures de GEITLER (1925) relatives à *Pyramidomonas tetrarhynchus* Schmarda. Le cas de *Tetraspora lubrica* (pl. 1) est encore plus suggestif. Chaque cellule-fille, d'abord pleuropyrène avec chromatophore entièrement pleural tapissant la face convexe (fig. *g* et *h*), passe successivement, au cours de son développement, par toute la série des états pleuropyrènes définis précédemment (*ol* à *ol* du tableau B), avant de faire retour au type opisthopyrène urcéolé de la cellule-mère (fig. *g* à *j*) ; les zoospores, cellules embryonnaires par excellence, sont pleuropyrènes, avec chromatophore pleural (fig. *n*).

Enfin, dans les types pro- et opisthopyrènes, il est possible que le passage de la masse pyrénifère de la position polaire à la position médiane soit la conséquence d'une tendance à la néoténie, puisque, chez le même *Tetraspora*, le pyrénioïde, dans les cellules embryonnaires, est éloigné du pôle postérieur.

B. L'accroissement de la cellule, et la réalisation prématurée de l'état de prédivision.

Comme le notait déjà CHODAT en 1902, les espèces pourvues de plusieurs pyrénioïdes sont généralement de grande taille : la pléiopyrénie paraît liée à un accroissement de taille du corps cellulaire et du chromatophore.

Expérimentalement, d'après les travaux d'ASKENASY (1888) et de G. M. SMITH (1916) sur les *Pediastrum*, cet accroissement se traduit par une simple augmentation de taille du pyrénioïde unique.

Au cours de leur évolution, les grosses espèces peuvent de même rester monopyrènes, leur pyrénioïde devenant très volumineux (*Chlorochytrium paradoxum*, dans la plupart des cas). Mais en général, des pyrénioïdes accessoires se forment dans le chromatophore qui devient pléiopyrène au premier degré (*Chlamydomonas nasuta*, *Chlorochytrium paradoxum*, dans quelques cas). Le développement de ces pyrénioïdes accessoires peut entraîner la déchéance et la disparition du pyrénioïde principal (*Chlorochytrium Lemnæ*) : on passe à la pléiopyrénie au second degré. Celle-ci est réalisée d'emblée si, au lieu de la formation de pyrénioïdes accessoires, il y a division, par une série de bipartitions, du pyrénioïde initial unique en pyrénioïdes-fils tous équivalents (lignées d'*Eudorina elegans* étudiées par HARTMANN). Une cellule géante peut donc ou bien posséder un seul gros pyrénioïde, ou

bien être pléiopyrène, de même qu'elle peut avoir un seul gros noyau polyvalent, ou être plurinucléée.

Le passage à la pléiopyrénie ne prépare pas toujours la division du contenu cellulaire en cellules-filles : chez *Chlamydomonas nasuta*, selon KATER, tous les pyrénoides, le principal comme les accessoires, sont destinés à se résorber au moment de la sporulation. Dans bien des cas toutefois, il peut être considéré comme une *réalisation prématurée de l'état de prédivision*. Chez les *Eudorina* étudiés par HARTMANN, quand le nombre des pyrénoides atteignait, dans une cellule, vingt-quatre, le contenu cellulaire se divisait en autant de zoospores monopyrènes, dont l'ensemble formait une nouvelle colonie. Chez *Sykidion Gomphonematis*, selon K. J. MEYER, il se forme de même autant de zoospores qu'il y a de pyrénoides, chaque pyrénoidé passant dans une zoospore. CHODAT (1902) rapporte que les *Hæmatococcus*, *Spharella* et *Pleurococcus*, en principe monopyrènes, peuvent se transformer en cellules géantes hibernantes, pléiopyrènes au premier degré, et qui deviendront des sporanges, dont chaque spore emportera l'un des pyrénoides accessoires.

Les types pléiopyrènes ne sont pas les seuls qu'on puisse comparer à des états de prédivision : le type pleuropyrène p_{17} du tableau B, à deux pyrénoides symétriques, réalise la même disposition que le type propyrène p_1 au début de sa bipartition longitudinale.

C. L'architecture générale du contenu cellulaire.

Il y a des relations évidentes entre la morphologie et la disposition du chromatophore et l'architecture générale du contenu cellulaire, et il n'est guère douteux que la seconde n'agisse sur la première, soit directement, soit indirectement, en favorisant certaines des tendances évolutives du plastidome au détriment des autres.

a) Le chromatophore est, dans tous les cas, *orienté et polarisé comme le contenu cellulaire*. La chose n'est nulle part aussi évidente que chez *Platymonas tetrathele* (fig. 5) : non seulement les quatre larges rubans qui constituent la lame pariétale de son plastidome sont rigoureusement longitudinales, et correspondent aux quatre lobes du corps cellulaire, mais encore le pyrénoidé, axial, postérieur et médian, tourne toujours l'ombilic dont il est pourvu vers le pôle antérieur de la cellule. Chez *Chlamydomonas Kleinii* Schmidle, les lanières en lesquelles est subdivisée la lame pariétale ne sont pas

toujours parfaitement longitudinales; elles peuvent être légèrement tordues en S; nous retrouverons cette disposition chez les Chlorophycées filamenteuses, et le cas des *Draparnaldia* nous montrera qu'il y a alors torsion hélicoïdale du protoplaste tout entier; le chromatophore ne fait que s'y conformer. Enfin, chez les formes pleuropyrènes, la dorsiventralité du corps cellulaire traduit l'existence d'un plan de symétrie et d'un axe dorso-ventral, par rapport auquel le chromatophore est ordonné.

b) D'un autre côté, il est assez rare d'observer une lame pariétale absolument continue : elle est plus souvent fissurée, fenêtrée, ou subdivisée en lanières, en rubans ou en éléments discoïdes. Il semble donc que l'organisation du contenu cellulaire exige l'existence de *relations directes aussi nombreuses que possible entre la couche superficielle du cytoplasme et sa partie centrale*, tandis que le chromatophore tend, de son côté, à tapisser toute la paroi de la cellule. Un équilibre s'établit entre ces tendances opposées, et règle la morphologie du plastidome.

c) Chez les espèces flagellifères, la lame pariétale laisse toujours à nu le pôle antérieur, et il n'est pas démontré qu'il existe jamais une masse pyrénifère antérieure en position rigoureusement polaire : nous voyons ici retentir sur la morphologie du chromatophore la nécessité d'un *espace libre pour loger la cinétide* et les vésicules pulsatiles qui l'accompagnent. De même, on peut faire la remarque suivante : parmi les types oligopyrènes à pyrénoides axiaux, les espèces pourvues d'une masse pyrénifère antérieure, interposée entre la cinétide et le noyau, sont bien moins nombreuses que les autres ; au contraire, la plupart des espèces à pyrénotide pleural ont leur masse pyrénifère en avant du noyau. C'est que la nécessité de *libres communications entre cinétide et noyau* s'oppose à l'existence d'une masse pyrénifère antérieure axiale et favorise son maintien, par néoténie, en position pleurale.

Bien d'autres particularités morphologiques du chromatophore témoignent de sa soumission au plan général d'organisation du protoplaste. Nous verrons par exemple, en étudiant le vacuome des Volvocales et des Protococcales, que la disposition des vacuoles qui s'accorde avec un chromatophore astériforme n'est nullement conditionnée par la présence de celui-ci, puisqu'on la retrouve chez des espèces à petits chloroplastes distincts (*Eremosphera*), et chez des espèces incolores, mais encore pourvues d'un pyrénotide central (*Tettrablepha-*

ris); elle traduit donc le plan architectural du contenu cellulaire, auquel se conforme aussi, et parallèlement, le chromatophore.

D. Les tendances évolutives propres au chromatophore, et les particularités de sa structure intime. — Les centres pyrénifères.

La morphologie du chromatophore ne saurait pourtant être interprétée sans faire appel à ses propriétés propres et aux particularités de sa structure intime. Elle est le résultat d'un équilibre entre ces facteurs propres et les actions émanant du reste du corps cellulaire, par l'intermédiaire du cytoplasme ambiant.

Tout se passe comme si la substance du chromatophore était structurée, sa structure comportant l'existence d'un ou plusieurs centres, équivalents ou non, où sont élaborés les pyrénoides. C'est une notion sur laquelle nous reviendrons en détail

Chez les espèces monopyrènes, il y a un seul centre pyrénifère. Les divers éléments du chromatophore tendent à lui demeurer rattachés. C'est pourquoi la lame pariétale, chez ces espèces, ne se décompose que très rarement en éléments discoïdes séparés, si ce n'est dans le type astériforme ($C\gamma_1$ du tableau C), où un tractus maintient chacun d'eux en liaison directe avec la masse pyrénifère centrale. Les éléments du chromatophore tendent d'autre part à converger vers ce centre. Bien que l'influence de l'architecture générale du contenu cellulaire puisse s'opposer à cette convergence, on la trouve nettement accusée dans les types $A\beta$, $D\beta$ et $D\delta$ du tableau C, et plus encore dans le type astériforme $C\gamma_1$ et dans le type pleuropyrène $E\beta$.

La dicentrie du type amphipyrene conduit à la division du chromatophore en deux demi-chromatophores séparés, telle qu'elle est réalisée dans la rangée B' du même tableau. La polycentrie des pléiopyrènes peut de même aboutir au morcellement du chromatophore en un système de plastes pourvus chacun d'un pyrénioïde, c'est-à-dire au passage à un état mésoplastidié.

Chez les formes apyrènes, le centre pyrénifère perd ses fonctions élaboratrices, et la structure polarisée dont il était le témoignage s'efface de plus en plus. Corrélativement, les forces qui maintenaient unies en une seule masse les diverses parties du plastidome perdent leur importance, et le chromatophore se résout, chez beaucoup d'espèces, en éléments discoïdes séparés.

La structure intime polarisée vers les centres pyrénifères n'est d'ailleurs pas la seule propriété du plastidome qui retentisse sur sa morphologie. Son développement dans la cellule, l'importance relative de sa lame pariétale, son degré de pigmentation et la plasticité de sa substance ont une action évidente, sur laquelle il n'est pas besoin d'insister.

3°) *Le passage aux états méso- et métaplastidié.*

Nous comprenons maintenant comment un chromatophore peut se résoudre en un système de plastes distincts : la pléiopyrénie d'une part, l'apyrénie de l'autre, conduisent aux états méso- et métaplastidiés. Des *Chlamydomonas* comme *Chl. composita* Pascher, diverses Protococcales appartenant aux g. *Oocystis* et *Trochiscia*, sont des formes mésoplastidiées à plusieurs plastes monopyrènes, dérivées de types archéoplastidiés pléiopyrènes. Aux types apyrènes se rattachent les espèces à chloroplastes séparés sans pyrénoides *Chlamydomonas Serbinori* Pasch., *C. Korschikoffi* Pasch., *C. palatina* Schmidle *C. alpina* Wille, etc.; le fait qu'un seul des chloroplastes porte un stigma témoigne encore de l'unité du chromatophore ancestral, et empêche de considérer ces espèces comme métaplastidiées.

Parmi les cas particuliers intéressants qu'on pourrait examiner ici, nous ne retiendrons que celui de la Protococcale mésoplastidiée *Eremosphæra viridis*. D'après la disposition de son vacuome et de son cytoplasme, celui-ci comportant une masse centrale logeant le noyau, une couche pariétale, et des tractus rayonnants reliant, à travers les vacuoles, l'une à l'autre, si cette espèce était archéoplastidiée, son chromatophore serait astériforme. Or, chacun de ses chloroplastes pariétaux (MAINX a montré (1927) qu'ils ne le sont pas tous, parce qu'ils peuvent se déplacer dans le cytoplasme) est formé d'un élément pariétal discoïde pourvu, sur le milieu de sa face interne, d'une apophyse dirigée, selon un des tractus cytoplasmiques, vers le centre de la cellule ; un pyrénioïde est logé dans ce tractus, à sa jonction avec le disque pariétal. Cette disposition, connue depuis longtemps, et qui ne se retrouve pas dans les plastes non pariétaux, montre que la morphologie des chloroplastes se conforme, tout comme celle d'un chromatophore continu, à l'architecture générale du contenu cellulaire. D'autres Protococcales, dont les plastes pariétaux sont également

pourvus d'apophyses centripètes, confirment le fait. Or, cette disposition est celle qu'on obtiendrait, à partir d'un type monopyrène astériforme, par le mécanisme suivant : formation d'un pyrénolide accessoire dans chaque élément discoïde de la lame pariétale et, corrélativement, disparition du pyrénolide central (comme chez *Chlorochytrium Lemnæ*), puis suppression de toute la partie centrale du chromatophore, déchue de ses fonctions pyrénogènes, de sorte que chaque élément pariétal devienne un plaste indépendant, encore muni d'une apophyse centripète, vestige du tractus qui le reliait à la masse pyrénifère centrale. Telle peut avoir été l'origine des Erémosphères, et cette conception est tellement naturelle que CHODAT faisait rentrer les *Asterococcus*, à chromatophore astériforme typique, dans leur cycle évolutif. SCHERFFEL (1909) a montré que c'était à tort : l'erreur de Chodat n'en demeure pas moins très suggestive.

II.

LE PLASTIDOME DES CHLOROPHYCEES PLURICELLULAIRES ET DES SIPHONEES.

Les types de plastidome réalisés chez les Chlorophycées pluricellulaires et les Siphonées sont en principe les mêmes que ceux des Volvocales et des Protococcales, comme la comparaison des cellules du thalle aux zoopores et aux zoogamètes qu'elles engendrent ou dont elles proviennent permet de le démontrer, et la morphologie du plastidome de ces Algues est conditionné par le même jeu de facteurs que celle des espèces unicellulaires, c'est-à-dire, en bref, par un équilibre entre des forces internes liées à la structure intime de la substance plastidiale et des forces externes en rapport avec l'organisation générale du contenu cellulaire. Nous allons l'établir en passant en revue ces principaux types de plastidome.

1°) Types archéoplastidiés.

A. Les *Prasiolales*, dont la position systématique est d'ailleurs controversée, ont un chromatophore massif étoilé, avec pyrénolide central ; il est possible qu'il s'agisse d'un chromatophore astériforme à lame pariétale disparue.

B. Les *Hormidium* (Ulothrichales) réalisent très clairement le type

pleuropyrène (fig. 9). Chaque cellule végétative possède un chromatophore discoïde qui tapisse une partie de ses parois latérales et porte en son milieu, vis-à-vis du noyau, un unique pyrénôïde. Or, sans remaniement important, le contenu de la cellule peut former une zoospore biflagellée *pleuropyrène* à dorsiventralité marquée (KLEBS, 1896).

C. Les *Chætophorales*, les *Ulvales* et les *Ædogoniales* ont un chromatophore pariétal, le plus souvent à plusieurs pyrénôïdes, qui se rattache, d'après l'étude des zoospores, au type *pleuro-pléiopyrène*. Il a pour caractéristique remarquable d'être en principe subdivisé par des files de perforations arrondies en territoires n'ayant pas valeur de plastes. Ces perforations peuvent d'ailleurs s'oblitérer, ou au contraire se fusionner, s'agrandir et se transformer en fenêtres. Dans ce dernier cas, le chromatophore devient fenêtré-réticulé, étant constitué par un système de rubans plastidiaux anastomosés.

a) L'étude des cellules axiales des *Draparnaldia* (pl. 4 et 5) nous montre d'abord les faits suivants :

1° La disposition du plastidome est en harmonie avec l'architecture interne de la cellule, puisqu'il forme un manchon pariétal équatorial, laissant libres les extrémités du corps cellulaire, et que les files de perforations qui le divisent, et les éléments qu'elles séparent, sont longitudinaux, ainsi que les lobes allongés qui, à ses extrémités, terminent chaque élément (*a*, pl. 4).

2° Cette disposition est en partie le résultat de l'action de forces émanant du cytoplasme ambiant, et s'exerçant sur la substance plastidiale relativement plastique. Nous voyons en effet, dans des thalles conservés depuis quelques jours au laboratoire, les files de perforations s'oblitérer, et plusieurs des éléments primitifs du chromatophore se fusionner entre eux de façon à former un gros élément terminé par des lobes obtus, et souvent très irréguliers (*b*, pl. 4, *a* et *b*, pl. 5). Ces lobes obtus à leur tour peuvent même finir par s'effacer complètement. Tout se passe donc comme si la morphologie du plastidome dépendait de tensions cytoplasmiques qui se relâchent dans les cellules malades. D'autre part nous trouvons la direction longitudinale des éléments du chromatophore parallèle à celle des filaments mitochondriaux du cytoplasme (*a*, pl. 4), et même des trainées d'inclusions lipidiques, comme si toutes ces inclusions cellulaires étaient soumises aux mêmes forces orientatrices émanant du cytoplasme. Enfin, dans certains thalles (*a* et *b*, pl. 5) éléments plastidiaux, filaments mitochondriaux et trainées d'inclusions lipidiques ne sont plus

longitudinaux, mais obliques, ou plus exactement disposés, contre la paroi cellulaire, selon des lignes en S, dont la courbure va s'accroissant vers les extrémités du corps cellulaire. Il paraît impossible d'expliquer cette disposition, déjà observée, mais à un degré moindre, chez *Chlamydomonas Kleinii*, et qui se retrouve chez beaucoup d'autres espèces d'Algues vertes, sans admettre que le contenu cellulaire entier, c'est-à-dire le cytoplasme, est tordu, présente une torsion hélicoïdale à laquelle le plastidome, en raison de sa plasticité, s'est conformé.

3° Les éléments longitudinaux, séparés par les files de punctuations, n'ont pas valeur de plastes. Ils s'en faut en effet que tous soient morphologiquement équivalents, puisqu'un petit nombre seulement possèdent un pyrénôïde (*a*, pl. 1). La subdivision du chromatophore en éléments longitudinaux est d'ailleurs grandement indépendante de la répartition des pyrénôïdes, qui peuvent être placés à cheval sur deux éléments contigus largement anastomosés à leur niveau. Cette subdivision présente de nombreuses irrégularités. Enfin, elle est contingente puisque d'une part elle peut s'effacer, et que d'autre part on voit en *c*, pl. 5, qu'elle peut faire place à une disposition fenêtrée-réticulée qui n'éveille plus l'idée de plastes. Ces remarques nous permettent ainsi de rejeter la théorie de MANGENOT (1922), selon qui le chromatophore des *Draparnaldia* est un ensemble de plastes disposés longitudinalement côte à côte, et anastomosés.

4° Pour contingente et dépendante de la structure du cytoplasme qu'elle puisse être, la morphologie du chromatophore des *Draparnaldia* est cependant en harmonie avec sa propre structure, puisque nous voyons (en *a*, pl. 4) les grains d'amidon prendre naissance très régulièrement selon les bords de ses éléments, qui constituent ainsi une zone amylogène douée d'une activité particulière.

On retrouve un chromatophore en forme de manchon pariétal subdivisé en éléments longitudinaux, et pouvant passer au type fenêtré-réticulé, dans les autres cellules des *Draparnaldia* : cellules des rameaux assimilateurs, des rhizoïdes et des poils (pl. 6). On voit sur la pl. 7 (de *p* à *o*) comment, dans les cellules terminales coniques des rameaux, le manchon plastidial peut se fermer secondairement au sommet pour constituer un chromatophore urcéolé.

b) Chez les *Stigeoclonium* et les *Chætophora* (pl. 2 et 3) chaque cellule renferme aussi, en principe, un chromatophore pariétal en

forme de manchon, que des files de perforations, auxquelles se substituent souvent des fissures, subdivisent en éléments longitudinaux. On voit en *b*, pl. 2, un pyrénioïde à cheval sur deux éléments complètement soudés, sauf à leurs extrémités, ce qui prouve bien que cette subdivision est indépendante de la répartition des pyrénioïdes et, par tant, que les éléments du chromatophore ne sont pas des plastes. En *c*, pl. 2, on pourra aussi observer des cas où les perforations du plastidome se sont oblitérées, et une cellule dans laquelle les séries de perforations dessinent un réseau, au lieu d'être régulièrement longitudinales. Cette dernière remarque montre que la tendance du plastidome à se percer de trous alignés est un fait distinct de l'orientation des files de trous selon les lignes méridiennes du corps cellulaire. C'est une propriété du plastidome lui-même, tandis que l'orientation des lignes perforées traduit l'influence qu'exercent sur lui les tensions cytoplasmiques.

c) L'étude du chromatophore des *Ædogoniales* permet d'approfondir encore la question du mécanisme qui règle la morphologie du plastidome.

1° Le type fondamental est semblable à celui des *Draparnaldia* : un manchon plastidial pariétal subdivisé en éléments longitudinaux par des files de perforations (*a*, pl. 11, et *f*, pl. 13). Ces perforations sont oblitérées chez les très petites espèces ; elles sont toujours remplacées par de longues fissures longitudinales chez *Æ. bohemicum*. Chez les autres espèces, elles ont aussi tendance à se transformer en fissures, comme on le voit particulièrement en *b*, *c* et *d*, pl. 13, chez *Æ. rufescens*, où fissures et files de trous coexistent, et en *g*, même planche, chez un *Bulchochete*. Ces fissures s'élargissant, on passe au type réticulé-fenêtré, chaque élément du chromatophore devenant un ruban plastidial longitudinal, que des anastomoses maintiennent réuni à ses congénères.

2° L'accord avec l'architecture générale du contenu cellulaire se manifeste donc de la même façon que chez les *Draparnaldia* ; toutefois, le chromatophore des *Ædogoniales* atteint fréquemment les extrémités du corps cellulaire, et peut même les tapisser (*f*, pl. 13) ; d'autre part, la disposition longitudinale de ses éléments peut devenir peu nette, quand la disposition réticulée-fenêtrée est réalisée (*h*, pl. 13).

3° Cet accord devient particulièrement flagrant lors de la transformation du contenu cellulaire en zoospore, telle qu'elle est figurée en *g*, pl. 12. La cellule avait un axe longitudinal qui réglait sa morpho-

logie interne, et un axe transversal déterminé par la situation pleurale du noyau. Lors de la sporulation, une cinétide stèphanoconte, récemment étudiée en détail par GUSSEWA (1930) et KRETSCHMER (1930) se forme contre le noyau, sur le flanc du corps cellulaire et, peut-être sous son influence, c'est l'axe transversal qui devient prépondérant, de sorte que l'axe antéro-postérieur de la zoospore est orthogonal au grand axe de sa cellule-mère. Corrélativement, on voit le chromatophore subir un remaniement complet, ses rubans se rompre au niveau du noyau et de la cinétide, changer d'orientation, et se raccorder aux extrémités du corps cellulaire par des anastomoses, de façon à s'adapter parfaitement à la nouvelle polarité. Rien ne saurait mieux montrer combien la disposition du plastidome dépend de cette polarité.

4° La plasticité de la substance plastidiale paraît cependant moindre chez les *Edogoniales* que chez les *Draparnaldia*, puisque les extrémités des éléments de leur chromatophore ne sont pas effilés sous l'action des tensions cytoplasmiques, et qu'on ne voit généralement pas sa morphologie se simplifier dans les cellules malades. Elle est cependant suffisante pour qu'il se conforme, le cas échéant, à la torsion hélicoïdale du contenu cellulaire, (*g*, pl. 13) et que, dans quelques cas (jeune germination de la fig. *d*, pl. 11, cellules d'*Edogonium rufescens*, en *a*, *b* et *c*, pl. 13) il puisse se transformer, par fusion de ses éléments, en une plaque pariétale informe.

5° Pas plus que ceux des *Draparnaldia*, et pour les mêmes raisons, les éléments longitudinaux du chromatophore des *Edogoniales* ne peuvent être assimilés à des plastes. Cependant, l'influence de la structure intime de la substance plastidiale sur la morphologie du plastidome peut être, chez les *Edogoniales*, extrêmement nette, de sorte que déjà peut s'esquisser, indépendamment de sa subdivision par des files de perforations ou des fissures, son morcellement en territoires qui, eux, auraient vraiment valeur de plastes.

En effet, d'une part, en *f*, pl. 13, nous voyons les files de perforation s'incurver vers les pyrénoides de sorte que chacun de ceux-ci soit le centre de convergence de tous les rubans plastidiaux d'un territoire du chromatophore. Si un tel territoire est séparé par la pensée de ses voisins, il constitue un plaste, pourvu d'un pyrénioïde central.

D'autre part, en *c* et *f*, pl. 11, en *g* et *f*, pl. 12, et en *b*, pl. 15, chaque ruban plastidial tend à prendre un aspect moniliforme, c'est-à-dire à se subdiviser en petits éléments dont chacun est centré sur un grain d'amidon. Ces éléments ne sauraient évidemment être com-

parés à des plastes que si les pyrénoides disparaissaient. Chacun d'eux est un pseudo-plaste, centré sur un foyer d'amylogénèse en rapport avec la structure intime de la substance plastidiale.

6° Enfin, on remarquera que la morphologie du plastidome des *Eldogoniales* est en partie conditionnée par son degré de développement. Il devient réticulé-fenêtré quand il est en régression. Au contraire, chez *E. bohemicum* son développement peut devenir excessif; on voit alors sa face interne proliférer et émettre des diverticules qui envahissent les travées cytoplasmiques intervacuolaires, de sorte que le chromatophore tend à devenir un corps chlorophyllien spongieux.

Ainsi la morphologie du plastidome des *Eldogoniales* nous apparaît comme réglée par un équilibre entre des facteurs qui lui sont propres (degré de développement, influence de la structure intime de sa substance, polarisée vers les centres pyrénifères et les foyers d'amylogénèse, et faible plasticité de cette substance) et d'autres qui dépendent de l'organisation du cytoplasme et du corps cellulaire entier (polarité cellulaire, influence du noyau et de la cinétide).

d) La morphologie et la polarité cellulaire des *Ulrales* étant bien différentes de celles des espèces précédentes, leur plastidome est disposé de toute autre façon. Dans les cellules isodiamétrales de la plupart des espèces, il est placé contre l'une des faces latérales, s'étend largement sur la face externe, et atteint à peine la face interne (a, pl. 8); les pyrénoides sont soit contre la face latérale, soit sur la face externe, au voisinage de sa jonction avec la face latérale (pl. 8, 9 et 10). Le chromatophore d'*Enteromorpha clathrata* peut être disposé de la même manière (a, pl. 10, en bas); il peut aussi quitter complètement la face latérale, et s'étaler uniquement contre la face externe (même fig., en haut); dans les cellules allongées et subcylindriques fréquentes chez cette espèce, il peut enfin, s'étendant de la face externe contre les deux faces latérales les plus longues, prendre l'aspect d'un manchon parallèle au grand axe du corps cellulaire, comme chez les *Chætophorales*, mais ne se fermant jamais sur la face interne (b et d, fig. 10).

On peut être tenté d'admettre que le développement plus considérable du chromatophore contre la face externe des cellules, est en relation avec les nécessités de la photosynthèse. Cette conception physiologique et finaliste est insuffisante. En effet, chez les *Monostroma*, dont le thalle, d'abord en forme de sac, se transforme en une lame monostromatique par déchirure, CARTER (1926) a montré que les chromatopho-

res demeurent contre la face morphologiquement externe, les noyaux étant contre la face opposée, exactement comme chez *Enteromorpha intestinalis* de la pl. 8, et cela bien que les deux faces soient placées dans des conditions physiologiques identiques. C'est donc surtout la polarité du corps cellulaire qui commande la disposition du plastidome, comme le montre d'ailleurs ce que je viens de dire des cellules allongées d'*Ent. clathrata*.

Malgré cette disposition différente, le plastidome des Ulvales est du même type que celui des *Draparnaldia*. Il est également subdivisé, par des séries de perforations indépendantes de la distribution des pyrénoïdes, en éléments n'ayant pas valeur de plastes (*a*, *b* et *c*, pl. 8). Ces perforations sont souvent oblitérées, mais elles peuvent aussi se transformer en fenêtres (*d*, pl. 8, *a*, pl. 10), et les bords du chromatophore sont souvent étirés en digitations plus ou moins déchiquetées par les tensions cytoplasmiques (*a*, *c* et *g*, pl. 10).

D. Les *Cladophorales* ont un chromatophore d'apparence souvent très complexe, mais qui pourtant se rapproche beaucoup de celui des types précédents.

Dans chaque article des *Urospora*, d'après le récent travail de PRINTZ (1932), le chromatophore est un manchon pariétal, parfois monopyrène et dépourvu de perforations (base du thalle d'*U. elongata*), mais le plus souvent pléiopyrène et perforé ou fenêtré. Il peut, comme chez les Edogoniales, s'étendre contre les parois terminales des articles (*U. mirabilis*) ; quand il est réticulé-fenêtré, ses rubans longitudinaux peuvent être nettement obliques, témoignant ainsi de la torsion hélicoïdale du contenu cellulaire que l'étude des *Draparnaldia* nous a fait connaître (*U. Wormskioldii*).

Chez *Spongomorpha lanosa*, Cladophoracée marine épiphyte à articles uninucléés, le chromatophore des articles âgés est formé de rubans pléiopyrènes anastomosés en un réseau très lâche ; il est donc réticulé-fenêtré, et parfaitement continu. Les rubans longitudinaux peuvent être assez nettement obliques, de sorte qu'ici encore la torsion du contenu cellulaire peut se manifester (*a* à *e*, pl. 19). Dans les articles jeunes, le chromatophore est beaucoup plus dense ; cessant d'être purement pariétal, il envahit les travées intervacuolaires, prenant ainsi un aspect spongieux.

Chez les *Cladophora* proprement dits et les *Rhizoclonium* le chromatophore est encore, en principe, un manchon pariétal réticulé-fenêtré (*g*, pl. 19). C'est ainsi que le décrivent SCHMITZ (1879 et 1882),

STRASBURGER (1880), GAY (1891), KJELLMANN (1897), CARTER (1919), CZEMPYREK (1930), etc... Il s'étend toujours contre les parois terminales des articles, se fermant ainsi à chaque extrémité. Ses fenêtres peuvent parfois s'oblitérer complètement (STRASBURGER, 1880, CARTER, 1919). Il peut d'autre part proliférer, et envoyer des digitations dans les travées intervacuolaires, dans les parties centrales du corps cellulaire, ainsi que l'a observé le premier SCHMITZ, et que l'a définitivement établi CARTER. Ces digitations se rencontrent très fréquemment; c'est à tort que BRAND (1901) déclare leur existence exceptionnelle. On les observe très facilement sur le vivant (on en voit la base par sa tranche en *g*, pl. 19), et elles contiennent, comme la partie pariétale du plastidome, des pyrénoides et de l'amidon. Nous avons déjà observé semblable prolifération chez un *Oedogone* (*O. bohemicum*), et dans les cellules jeunes des Spongomorphes; elle a pour effet, quand elle s'accroît, de transformer le chromatophore en un corps spongieux. Enfin, ainsi que l'a observé WILLE (1901), la face externe du manchon plastidial peut aussi proliférer, quoique d'une façon beaucoup moins intense. C'est que, comme nous le verrons plus loin, elle est séparée de la surface du protoplaste par une couche de petites vacuoles, entre lesquelles ses courtes digitations peuvent s'engager.

Les fenêtres du plastidome des Cladophores sont souvent très nettement allongées selon le grand axe des articles (*g*, pl. 19), témoignant ainsi de son adaptation à l'architecture générale du contenu cellulaire. Mais le fait le plus remarquable est que les rubans plastidiaux, comme ceux des *Oedogones*, mais d'une façon beaucoup plus complète, tendent à se diviser en autant de pseudo-plastes qu'ils renferment de pyrénoides et de grains d'amidon (*f*, *g*, *h*, *i*, *j*, et *k*, pl. 19). Les pseudo-plastes restent en général réunis par de minces anastomoses, de sorte que nous retrouvons entre eux des séries de petites perforations comparables à celles des *Draparnaldia*, mais dans certains cas je n'ai pu observer ces anastomoses, et il est probable que les pseudo-plastes étaient alors complètement séparés; STRASBURGER avait déjà observé le même fait. Contrairement à ce que supposent BRAND et CARTER, la subdivision en pseudo-plastes s'observe dans des thalles en excellent état, vivant dans de très bonnes conditions physiologiques, et n'a rien de pathologique. Les digitations intervacuolaires du chromatophore se subdivisent en pseudo-plastes tout comme sa partie pariétale.

On remarquera que chaque pseudo-plaste est découpé autour d'un

centre d'activité du plastidome : centre pyrénifère ou foyer d'amylogénèse. Les centres d'activité tendent donc à devenir, selon une remarque déjà faite, des centres d'unités morphologiques. C'est parce que ces pseudo-plastes sont fortement inégaux entre eux, et qu'ils restent suffisamment solidaires pour que se retrouve le chromatophore dont ils représentent des fragments, qu'ils ne méritent pas le nom de plastes. Leur séparation conduit à un état mésoplastidié, et non à l'état métaplastidié véritable.

E. Le chromatophore des *Microspora* (g. *Microspora*, pl. 17 et 18) est, comme celui des groupes précédents, pariétal, et formé de



Fig. 1. — *Microspora* sp. — Comportement du plastidome pendant la germination. — Au milieu : cellule vésiculeuse formée par la spore ; à droite : germination normale ; à gauche : plastidome altéré.

rubans longitudinaux anastomosés. Mais il est complètement *apyrène*. Son caractère le plus remarquable est la subdivision de ses rubans, par des étranglements très accusés, marqués chacun par deux indentations opposées à fond anguleux, en chapelets de pseudo-plastes correspondant à autant de foyers d'amylogénèse. Par suite de l'apyrénie et de l'égalité approximative de ces pseudo-plastes, il suffirait qu'ils se séparent complètement pour que soit réalisé un état métaplastidié typique. Le plastidome des *Microspora* rappelle ainsi, et de façon

vraiment remarquable, celui de certaines Sélaginelles, dont il a été question au début de ce chapitre.

Ce plastidome paraît doué d'une plasticité encore plus faible que celui des *Ædogones*, et sa morphologie conditionnée essentiellement par l'organisation intime de sa propre substance, polarisée autour des centres amylogènes. Bien que dans les zoospores il subisse un fort tassement, il y demeure formé de rubans moniliformes anastomosés (*h* à *l*, pl. 18). Quand la zoospore germe, elle se transforme, chez l'espèce de la pl. 18, en une cellule vésiculeuse qui engendre le thalle filamenteux, et où on retrouve encore en général un chromatophore rubané, clathré et moniliforme, typique (*a* et *b*, fig. 1); même si le plastidome s'y transforme en une plaque pariétale informe, comme en *c*, il demeure longtemps pourvu de perforations polygonales plus ou moins étoilées, qui continuent à témoigner de sa morphologie primitive.

La disposition du chromatophore des *Microspora* est néanmoins très nettement influencée par l'architecture générale du contenu cellulaire. Ses rubans principaux sont généralement longitudinaux; en *d* et *f*, pl. 17, ils sont fortement obliques, et tous de même sens dans les cellules d'un même thalle, traduisant ainsi une torsion hélicoïdale du protoplasme. Il est en outre soumis à la polarisation transversale du contenu cellulaire, que conditionne la position pleurale du noyau; les fig. *d* et *f*, pl. 17, le montrent en effet beaucoup plus lâche sur la face opposée au noyau que sur la face qui porte celui-ci. C'est, mais à un degré moindre, le phénomène que nous ont déjà montré les zoospores des *Ædogones*.

Etant donné la faible plasticité de la substance du chromatophore, cet accord avec l'architecture intime de la cellule ne doit pas se ramener essentiellement à l'influence de tensions mécaniques, mais plutôt à une harmonisation, par suite d'équilibres physico-chimiques, entre la structure intime du cytoplasme et celle de la substance plastidiale.

2°) Types méso- et métaplastidiés.

A. Parmi les Chlorophycées à structure normale, les *Trentepohlia* ont un plastidome à la fois dépourvu de pyrénoides et d'amidon, et morcelé en plastes complètement séparés. Comme chez beaucoup de Volvocales, le passage à l'état métaplastidié est ici en relation avec l'apyrénie.

Selon les espèces, les plastes sont rubannés ou discoïdes; ils sont toujours en principe pariétaux. D'après GEITLER (1923) :

a) Les espèces à cellules cylindriques ont généralement des plastes discoïdes, et les espèces à cellules renflées en tonnelet des plastes rubannés, ce qui traduit une influence inattendue de la morphologie cellulaire sur la constitution du plastidome;

b) Il peut y avoir des chromatophores rubannés moniliformes, dans certaines conditions de nutrition, chez des espèces à plastes normalement discoïdes, comme *T. aurca* et *T. arborum*, ce qui paraît indiquer que les plastes discoïdes procèdent de plastes rubannés, eux-mêmes dérivés d'un chromatophore continu, et ce qui fournit un exemple de la variabilité du plastidome selon les conditions de milieu;

c) Chez les espèces à plastes rubannés, ceux-ci ont souvent une disposition hélicoïdale, qui nous fait retrouver la torsion hélicoïdale du contenu cellulaire, déjà plusieurs fois rencontrée.

B. Chez les *Siphonocladées* et les *Siphonées*, à articles plurinucléés ou à thalle continu, le morcellement du plastidome en plastes indépendants devient la règle. La grande taille des éléments cellulaires a conduit ici non seulement à une pléiopyrénie intense, mais encore à la subdivision complète du chromatophore en éléments plastidiaux, qui se multiplient en même temps que les noyaux au cours de la croissance.

En principe, tous les plastes sont équivalents, et centrés sur autant de pyrénoides. Chez les *Codium* et les *Caulerpa*, ceux-ci ont disparu, mais les plastes sont encore amyliifères. L'amidon disparaît à son tour chez les *Acetabularia* et les Vauchéries.

On retrouve encore çà et là des réminiscences de l'état archéoplastidié ancestral. Chez les *Valonia*, les chloroplastes en plaquettes demeurent réunis en réseau. Chez les *Derbesia*, et parfois aussi chez les *Bryopsis*, on peut observer des éléments plastidiaux plus longs que les autres, à deux ou trois pyrénoides. Dans la plupart des cas enfin, les zoospores et les zoogamètes sont archéoplastidiés : leur chromatophore unique, par croissance et division répétée donne les plastes du jeunes thalle, lors de la germination. Mais dans quelles espèces, sans doutes très évoluées, comme les *Dasycladus* et les *Codium*, cet état archéoplastidié initial finit par disparaître à son tour, et les zoo-éléments sont pourvus de plusieurs plastes distincts.

III.

LE PLASTIDOME DES CONJUGUEES.

Il n'est pas possible de séparer complètement les Conjuguées, ou Chlorophycées akontes, des Chlorophycées isokontes. Elles constituent cependant, bien qu'apparentées étroitement à ces dernières, une série tout à fait indépendante, et relativement très homogène, que caractérisent l'absence de tout élément flagellé, celle de reproduction asexuée par spores, et le mode de formation des zygotes.

De prime abord, leur plastidome paraît réaliser des dispositions extrêmement variées, très complexes, et tout à fait spéciales. Mais cela n'est vrai que si on se laisse arrêter par la multiplicité et, souvent, l'étrangeté des détails. Si on va au fond des choses, on trouve au contraire que ce plastidome se rattache à un type remarquablement uniforme, et nullement spécial, puisque c'est celui-là même que nous avons pris comme point de départ en étudiant les Volvocales : le type amphipyrène.

Chaque moitié de la cellule renferme en principe un « demi-chromatophore », comprenant une *masse pyrénifère* médiane, une *lame pariétale* subdivisée en *rubans* longitudinaux, et un système d'*ailes rayonnantes* rattachant ces rubans à la masse médiane. Comme chez les Volvocales amphipyrènes, la division cellulaire est transversale, le plan de division passant par l'équateur. Chaque cellule renferme donc lors de sa formation, un seul demi-chromatophore qui, par prolifération, engendre l'autre.

Le plus souvent, les deux demi-chromatophores se séparent complètement, le noyau s'interposant entre les deux masses pyrénifères, dans l'axe de la cellule, et les rubans pariétaux étant interrompus dans le plan équatorial. Pourtant, chez certaines espèces, cette séparation totale est ajournée jusqu'au moment de la division cellulaire suivante. Les deux masses pyrénifères restent unies l'une à l'autre, le noyau prend une situation latérale, et les rubans pariétaux peuvent s'allonger sans discontinuité d'un pôle de la cellule à l'autre. Le caractère amphipyrène tend ainsi, par *néoténie*, à s'effacer. Cette tendance s'accroissant, la division du pyrénioïde à son tour est ajournée jusqu'à la mitose suivante : ainsi ont pu se former des types monopyrènes n'ayant pas leur équivalent exact chez les *Volvocales*, et

dont *Mesotænium macrococcum* et *Penium subtile* fournissent des exemples. Une tendance diamétralement opposée se manifeste au contraire chez *Netrium interruptum*, où chaque demi-chromatophore est divisé en deux, ce qui prépare, de façon anticipée, la prochaine cytodièrese.

Les autres variations du plastidome des Conjuguées, que nous allons envisager brièvement, portent surtout sur le développement relatif des masses pyrénifères et des rubans pariétaux. Quant à la torsion hélicoïdale de plastidome des Spirogyres et de quelques autres espèces (telles les *Mougeotia*, où cette torsion est classique, mais présente un aspect particulier) c'est un phénomène que nous avons déjà rencontré chez *Chlamydomonas Kleinii*, les *Draparnaldia* et diverses autres Algues vertes, et qui par conséquent n'est nullement particulier aux Conjuguées.

Faisons encore une remarque d'ordre général. Le type amphipyrene est rare chez les Volvocales. C'est que la présence d'une masse pyrénifère antérieure axiale est peu compatible avec le développement d'une cinétide directement reliée au noyau. Il se conserve au contraire chez les Conjuguées, où le type opisthopyrene, si fréquent chez les Volvocales, n'est pas connu. Or les Conjuguées sont totalement dépourvues d'appareil flagellaire. Ainsi se trouve justifiée notre conception de l'influence de la cinétide sur l'évolution du plastidome.

1°) Les tendances évolutives du plastidome des Desmidiées.

Ce plastidome est bien connu. Le lecteur se reportera, pour les détails, au grand traité classique de W. et G. S. WEST (1904), et plus utilement encore à l'important mémoire que MISS CARTER (1920) a consacré à cette question. Plus récemment F. FRITSCH (1930) a esquissé une analyse des tendances évolutives des chromatophores chez les *Cosmarium*. Notre point de départ, défini ci-dessus, et obtenu par comparaison des Desmidiées aux Volvocales, diffère du sien mais on trouvera naturellement de grandes analogies entre ses idées et celles qui vont être exposées ici.

En ce qui concerne les deux masses pyrénifères, chacune d'elle renferme en principe un seul pyrénioïde. Ceci est réalisé, par exemple, chez la plupart des *Penium*, et plusieurs *Cosmarium* (*C. globosum minus*, *C. curcubita*, etc...). Nous avons déjà dit que ces deux masses peuvent demeurer unies en une seule, et comment on arrive ainsi à des formes possédant un seul pyrénioïde,

au milieu d'un chromatophore indivis (*Mesotænium macroccun*, *Penium subtile*, etc...). Dans les espèces de forme allongée, comme *Spirotænium obscura*, les *Netrium*, quelques *Penium*, et toutes les espèces des genres *Closterium*, *Roya* et *Docidium*, les masses pyrénifères, qu'elles soient ou non séparées, s'allongent comme la cellule qui les contient, et deviennent pleïopyrènes. Dans chacune d'elles, les pyrénoides sont, en principe, rangés en une file axiale, mais ils peuvent aussi être plus ou moins irrégulièrement disposés. Nous retrouvons ainsi le passage à la pleïopyrénie comme conséquence d'un accroissement de taille de la cellule. Enfin, chez beaucoup de *Cosmarium*, où chaque demi-cellule s'élargit considérablement, de façon à prendre une forme aplatie, la masse pyrénifère, le plus souvent pourvue d'un seul pyrénotide, s'est subdivisée en deux masses jumelles, symétriquement placées par rapport à l'axe de la cellule, dont elles occupent chacun un quart. Chacune de ces deux masses se subdivise à son tour en deux si la cellule s'épaissit, comme cela peut se produire, selon CARTER, chez *Xanthidium Brebissonii*; chaque demi-cellule renferme alors quatre masses pyrénifères et quatre pyrénoides.

Si on envisage maintenant les rubans de la lame pariétale, on constate que, chez un très grand nombre d'espèces, ils sont à peu près complètement atrophiés. Les masses pyrénifères portent encore des ailes rayonnantes, mais le bord externe de celles-ci reste mince au lieu de s'élargir pour former un ruban. Les *Closterium* fournissent un bel exemple de cette disposition. Dans les petites espèces, les ailes à leur tour s'atrophient, et chaque demi-chromatophore se réduit à sa masse pyrénifère globuleuse.

Quand elles existent, les ailes sont généralement assez nombreuses. Pourtant, il n'y en a que trois chez *Gonatozygon monotænium*, et seulement deux chez *G. Kinahani* et les *Mesotænium*. Il est possible, d'après certains aspects présentés par ces derniers, que leur nombre décroisse par fusion en une seule de deux ailes voisines. Un demi-chromatophore pourvu seulement de deux ailes sans rubans pariétaux nets, prend la forme d'une plaque située dans un des méridiens de la cellule. Enfin, chez les *Netrium*, chaque aile se subdivise en une file de saillies, simples ou ramifiées.

Les rubans pariétaux sont au contraire aussi bien développés que les masses pyrénifères chez *Spirotænium obscura* et chez beaucoup de *Cosmariales*, telles que *Cosmarium botrytis*, où ils prennent l'aspect de plaques à contour irrégulièrement lobé, dont la face externe peut, chez certaines espèces, se hérissier de saillies souvent bifides.

Enfin, rubans ou plaques pariétales constituent à eux seuls le plastidome, et la cellule est alors mésoplastidiée, si les masses pyrénifères axiales disparaissent, ce qui se produit chez les *Genicularia*, les *Pleurotænium*, et divers *Cosmarium*. Chez les *Pleurotænium*, les rubans pariétaux vont d'un bout à l'autre du corps cellulaire, mais ils ont tendance à se subdiviser en files d'éléments discoïdes rhomboïdaux, plus ou moins irréguliers. Chez *Cosmarium hibernicum*, ils sont interrompus au niveau de l'équateur, de sorte que la disposition amphipyrene, comportant deux demi-chromatophores, demeure reconnaissable. Elle l'est aussi chez *Cosmarium ovale*, où chaque demi-cellule contient deux plaques pariétales à bords lobés, occupant chacune une des moitiés de sa surface : à chaque plaque devait correspondre primitivement une masse pyrén-

nifère. Leur surface externe peut porter de nombreuses saillies bifides, tandis que les multiples pyrénoides sont logés dans des protubérances de leur face interne. *Cosmarium turgidum* réalise au contraire la même disposition que les *Pleurotanium*, auxquels il devra d'ailleurs sans doute être rattaché: les rubans chlorophylliens courent sans interruption d'un pôle de la cellule à l'autre. Il en va de même des *Genicularia*, où ils sont tordus en hélice.

On comprend aisément pas quel mécanisme ces formes mésoplastidiées ont pris naissance. La déchéance du centre pyrénifère s'est manifestée par une multiplication des pyrénoides, suivie de leur transfert dans les rubans ou les plaques pariétales. Par suite, la masse pyrénifère et ses ailes ont disparu, et les rubans pariétaux se sont trouvés complètement séparés et indépendants, comme autant de plastes d'un type un peu spécial. C'est le mécanisme que nous avons déjà invoqué, au sujet des *Protococcales*, pour interpréter le plastidome des *Eremosphaera*.

2°) Le plastidome des *Zygnémées*.

Nous pouvons maintenant interpréter sans peine le plastidome, si remarquable, et classique, des *Zygnema*, des *Mougeotia* et des *Spirogyra*.

a) Les *Zygnema* ont un plastidome amphipyrène très typique. Chaque demi chromatophore comporte une masse pyrénifère à un seul pyrénoides, à la surface duquel des saillies rayonnantes remplacent les ailes. Il n'y a pas de lame pariétale. La substitution de saillies aux ailes était déjà manifeste chez les *Desmidiées* du g. *Netrium*, comme il a été dit.

b) Chez les *Mougeotia*, nous trouvons un chromatophore à deux ailes seulement, en forme de plaque méridienne, comparable à celui des *Desmidiées* des g. *Gonatozygon* et *Mesotanium*. Les demi-chromatophores sont pléiopyrènes, et presque complètement soudés l'un à l'autre; deux échancrures seules témoignent de leur séparation. Les rubans pariétaux, très peu développés, sont cependant représentés: les bords du chromatophore sont en effet souvent quelque peu épaissis, et ils ont tendance à se prolonger, aux extrémités, sous forme de deux cornes, parfois assez longues, entre lesquelles se dessine une échancrure.

Dans la petite espèce de la fig. 4, pyrénoides et amas de grains d'amidon occupent l'axe du chromatophore, qui conserve donc les caractères d'une masse pyrénifère. Les rubans pariétaux ne se manifestent que par l'échancrure, d'ailleurs assez peu accusée, des extrémités du chromatophore. Il en va autrement chez les espèces plus

volumineuses, comme celle de la fig. 3. Ici, les rubans pariétaux sont représentés par un épaississement très notable de chaque bord du chromatophore et se prolongent sous forme de deux longues cornes à chaque extrémité. Amidon et pyrénoides ne sont plus dans l'axe, mais dans les marges ainsi épaissies : les masses pyrénifères axiales sont donc en complète déchéance. Un tel chromatophore permet de comprendre la genèse de l'état mésoplastidié : que sa partie axiale, mince, et fortement raccourcie par rapport aux marges, disparaisse tout à fait, et le plastidome sera formé de deux plastes pariétaux rubannés indépendants.

c) Un tel processus doit être invoqué pour interpréter le plastidome des *Spirogyra*. Chacun des rubans pariétaux dont il se compose est pourvu, sur sa face interne et selon son axe, d'une crête plus ou moins accusée, dans laquelle se forment et évoluent les pyrénoides. BOUBIER a donné à cette crête le nom de « pyrénodesme », et P. DANGEARD n'a pas manqué de la figurer dans son travail sur le chondriome des *Spirogyres* (1924). Elle doit être interprétée, à la façon des apophyses des Chloroplastes des *Eremosphæra*, comme un réminiscence des ailes qui, primitivement, reliaient chaque ruban à la masse pyrénifère. Cette interprétation du plastidome doit s'appliquer même aux espèces telles que *Sp. tenuissima*, qui ont un seul ruban chlorophyllien, bien qu'alors on se heurte incontestablement à des difficultés assez grandes (1).

*
**

Ainsi, le plastidome des Conjuguées obéit aux mêmes lois que celui des autres Eucharophycées. Nous trouvons le même point de départ (type amphipyrène), et nous voyons à nouveau se manifester la tendance à la néoténie, l'influence de la taille et de la forme des cellules, le balancement organique entre masses pyrénifères et lame pariétale, conduisant d'une part à la formation de chromatophores

(1) Chez certaines *Spirogyres*, on sait que les cellules jeunes ont d'abord un seul ruban plastidial. Celui-ci s'allongeant et se divisant, les cellules adultes en ont finalement deux, ou plusieurs. La division est transversale. Il peut s'agir là de phénomènes secondaires, qui n'infirment pas la théorie soutenue ici. Nous essayons en effet d'interpréter l'origine phylogénétique de la disposition du plastidome des *Spirogyres*, et non les phénomènes particuliers qu'il peut présenter chez quelques espèces.

massifs, de l'autre à celle des types mésoplastidiés, et enfin l'importance, quant à la morphologie générale du plastidome, de la distribution des pyrénoides. Si les types de plastidome sont moins variés chez les Conjuguées, cela nous a paru en corrélation avec l'absence d'appareil flagellaire, permettant le maintien du type amphipyrene.

Certes, on ne peut nier que, dans ses détails, le plastidome des Conjuguées n'ait une allure particulière. Il est donc possible que, dans sa substance intime, il diffère quelque peu de celui des autres Chlorophycées. Quelles que soient ces différences, elles n'empêchent pas qu'il soit soumis à l'action de facteurs morphogènes analogues, qui lui imposent les mêmes dispositions générales. C'est là une notion sur laquelle nous aurons à revenir, quand nous examinerons les autres groupes de la classification algologique.

CHAPITRE SECOND.

**LES CONSTITUANTS DU PLASTIDOME
DES CHLOROPHYCÉES**

Archéoplastidié ou d'un type plus évolué, le plastidome des Chlorophycées comporte, en principe, un *stroma* incolore, doué des propriétés dites « mitochondriales », et sans doute de nature lipoprotéique, servant de support à un *complexe pigmentaire* chlorophyllien. Celui-ci est essentiellement formé de chlorophyllines et de caroténoïdes, (surtout de la xanthophylle); on en sait l'importance physiologique. Le plastidome peut en outre élaborer des *inclusions amylo-cées*, des *pyrénoïdes* plus ou moins complexes, essentiellement protéiques, et des *inclusions carotinifères*, dont le *stigma*, ou point oculiforme, des éléments flagellés, n'est qu'un cas particulier, d'ailleurs remarquable.

I.

**SUBSTANCE FONDAMENTALE : STROMA
MITOCHONDRIAL ET COMPLEXE PIGMENTAIRE.**

A. Le *stroma mitochondrial* existe seul et forme un *leucoplaste*, visible seulement après fixation et coloration par les méthodes mitochondriales, chez certaines formes incolores, telles que *Polytoma urella*, dont VOLKONSKY (1930) a donné récemment une bonne étude cytologique. Cette espèce possède, au lieu et place du chromatophore urcéolé habituel chez les Volvocales, un leucoplaste pariétal, réticulé et amylofère. La présence d'un leucoplaste analogue, mais plus ou moins développé selon les cas, doit être tenue pour très probable

chez toutes les Volvocales et Protococcales incolores pourvues d'amidon ; elle est quasi certaine chez celles qui ont un stigma ou, comme *Tetrahlepharis globulosa*, un pyrénôïde, puisque ce sont là des dépendances du plastidome.

D'autre part, chez les espèces chlorophylliennes, le *stroma mitochondrial* persiste seul et constitue un leucoplaste dans les cellules qui se dépigmentent. MANGENOT et NARDI (1931) ont suivi la transformation des chloroplastes discoïdes en leucoplastes filamenteux dans les poils des *Acetabularia*. Les poils bulbeux hyalins des *Bulbochaete* paraissent aussi pourvus d'une formation leucoplastique (e, pl. 14). Dans les poils incolores et pluricellulaires des Chætophoracées, on suit la dépigmentation du plastidome, qui ne devient complète que dans la partie distale des poils (pl. 2 et 3). Enfin, diverses espèces (les Vauchéries, les *Urospora*, les *Rhizoclonium* dont A. et G. HAMEL ont fait le g. *Lola*, etc...) ont des anthérozoïdes incolores, dans lesquels la présence d'un stigma trahit seule l'existence d'un plastidome dépigmenté.

Le fait que des cellules incolores et leucoplastidiées peuvent posséder de l'amidon (*Polytoma*), un pyrénôïde (*Tetrahlepharis*, et parties centrales du thalle des Siphonées du g. *Dictyosphaeria*, selon ARNOLDI, 1913), ou un stigma, montre que l'importance du stroma mitochondrial du plastidome est considérable. C'est lui, et non le complexe pigmentaire, qui élabore ces formations. Le complexe chlorophyllien, lorsqu'il existe, n'intervient que secondairement, pour fournir au stroma incolore, par le jeu de la photosynthèse, les glucides que l'activité élaboratrice de celui-ci utilisera.

B. Je n'ai aucune observation à rapporter qui éclaire le problème, encore débattu, de la façon dont le *complexe pigmentaire* est fixé au stroma mitochondrial. Beaucoup d'auteurs supposent que ce complexe est dissous dans la partie lipidique de la substance lipoprotéique du stroma. LUBIMENKO (1926) admet au contraire qu'il est combiné à sa partie protidique. La question n'est pas résolue. Je ferai seulement remarquer :

a) Que le mode de liaison entre pigments et stroma est tel que l'ensemble paraisse, au microscope, tout à fait homogène.

b) Que les pigments, de par eux-mêmes ou de par leur mode de liaison avec le stroma, occupent dans le plastidome une place très importante, puisque toute dépigmentation s'accompagne d'une importante réduction de volume.

c) Qu'au cours de la dépigmentation, telle qu'on peut la suivre

dans les poils des Chætophoracées et dans certaines cellules des *Edogones*, la chlorophylle disparaît plus vite que la xanthophylle, de sorte que la teinte du plastidome, en pâlisant, vire du vert au jaune, comme dans les plantes supérieures qui s'étiolent.

C. Ainsi constituée d'un stroma incolore et d'un complexe pigmentaire chlorophyllien intimement associés, la substance fondamentale du plastidome des *Chlorophycées* jouit des propriétés suivantes :

a) Elle est en apparence *homogène*; toute trace de structure granuleuse ou fibrillaire indique un début d'altération.

b) Elle possède une certaine *plasticité*, variable selon les espèces. C'est grâce à cette plasticité qu'elle peut se déformer sous l'action des courants cytoplasmiques, comme l'étude des bords lobés des rubans chlorophylliens des *Spirogyres* l'avait déjà montré à SCHMITZ (1882), et que la morphologie du plastidome peut s'accorder avec l'architecture intime du contenu cellulaire, comme nous l'avons remarqué. Chez les *Draparnaldia*, par exemple, nous avons vu les éléments du chromatophore se tordre en hélice avec le cytoplasme, torsion dont les *Spirogyres*, les *Mougeotia*, les *Urospora*, les *Microspora*, les *Bulbochaete*, les *Edogonium*, les *Trentepohlia*, certains *Chlamydomonas*, etc... fournissent d'autres exemples. Quand les grandes cellules axiales des *Draparnaldia* commencent à s'altérer, longtemps avant leur mort, les digitations du chromatophore, ainsi que sa subdivision en éléments longitudinaux par des files de ponctuations, s'effacent progressivement, comme si elles dépendaient de tensions cytoplasmiques susceptibles de se relâcher; le chromatophore finit par se réduire à un anneau à bords non découpés. Quand, au cours des observations vitales, l'activité des courants cytoplasmiques augmente de façon anormale, on peut voir au contraire les chromatophores, sous leur action, s'étirer et se ramifier; c'est cependant chez des Euglènes (*E. viridis*) et des Phéophycées (*Asperococcus* et *Colpomenia*) surtout que j'ai observé ce phénomène.

La plasticité des chromatophores est d'ailleurs sujette à variations. Ainsi, selon SCARTH, les rubans plastidiaux des *Spirogyres* peuvent devenir assez rigides pour résister à la contraction du contenu cellulaire par plasmolyse. C'est le phénomène de la « schraubenplasmolyse ». F. WEBER (1925) a montré que les plastes prennent cette rigidité sous l'action de certains réactifs, notamment celle des ions Cu.

c) La substance plastidiale est susceptible, en s'altérant dans les cellules vivantes, de se vésiculiser. J'ai observé cette *vésiculation*, souvent très importante, chez les *Spirogyres*, et surtout chez les *Draparnaldia*, où elle se produit entre la surface externe du chromatophore et la couche où sont logés les pyrénoides (fig. 2). Cette propriété paraît

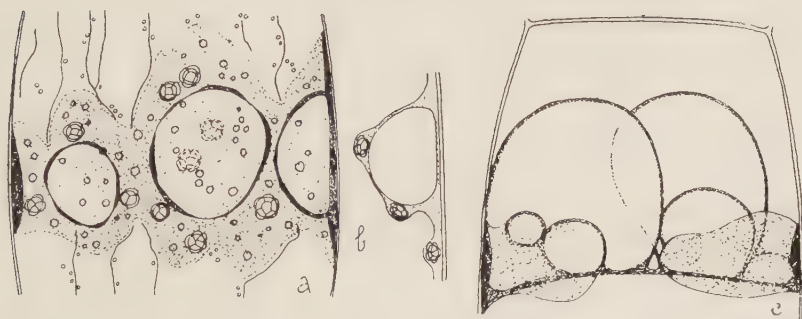


Fig. 2. — *Draparnaldia glomerata*. — Vésiculation du plastidome. — A gauche : chromatophore vésiculisé, vu de face ; au milieu : coupe optique ; à droite : chromatophore très vésiculisé.

liée à la nature lipo-protéique du stroma incolore. Les chondriosomes, et même le cytoplasme, qui la manifeste au cours des phénomènes « d'instabilité cytoplasmique » par la production de figures myéliniformes vésiculaires, la possèdent aussi. Or, on admet que cytoplasme et chondriosomes sont lipo-protéiques.

d) Les colorants vitaux du vacuome (rouge neutre, bleu de crésyle, etc...) ne la colorent pas. Par contre le bleu d'indophénol naissant (*Nadi*), à dose mortelle, y fait apparaître des granules bleus, comme je l'avais déjà observé en 1927 chez les Phéophycées. Je ne sais s'il s'agit des lipides du stroma lipo-protéique, démasqués lors de la mort des cellules, ou de composés tannoïdes, peut-être produits par la photosynthèse.

e) Malgré son apparente homogénéité et sa plasticité, la substance du plastidome n'est pas amorphe. Elle possède une structure infra-visible, orientée autour de centres d'activité physiologique et d'unité morphologique. La morphologie comparée du plastidome nous a déjà montré l'existence de ces centres ; l'étude des inclusions amy-lacées et des pyrénoides va nous les faire retrouver. Quant à la structure qui détermine leur existence, elle est influencée par l'architecture

générale du contenu cellulaire, c'est-à-dire par des forces émanant du cytoplasme, ou du noyau et de la cinétide, et c'est en partie ce qui explique l'accord entre la morphologie du plastidome et l'architecture intracellulaire. Aux observations déjà relatées, on peut ajouter ici celles de H. CZEMPYREK (1930) relatives à *Cladophora callicoma*; chez cette espèce, le chromatophore renferme des éléments discoïdes (il y a de fortes chances que ce soient des grains d'amidon), et enveloppe les noyaux. Dans les ébauches des zoospores, les éléments discoïdes se disposent radialement autour des noyaux, comme l'avait déjà remarqué STRASBURGER, ce qui indique que la texture intime de la substance plastidiale est orientée par ceux-ci. On ne saurait donc admettre, avec divers auteurs (CHMIELEVSKY, LEPESHKIN, PONOMAREW, etc...) que cette substance soit un colloïde amorphe et fluide.

Il est presque inutile aujourd'hui d'ajouter que, dans la cellule, la substance plastidiale est autonome, et que jamais un élément du plastidome ne dérive du cytoplasme fondamental, comme on l'a cru parfois, ni du noyau, comme ont tenté de l'accréditer VON DERSCHAU (1909), SCHILLER (1909) et ARNOLDI (1913). Chez les Algues vertes, on voit toujours le plastidome se répartir entre les cellules-filles, lors de la division cellulaire (voir en particulier en *l* et *m*, pl. 7, son comportement lors de la formation des rameaux latéraux chez les *Draparnaldia*).

II.

INCLUSIONS AMYLACEES ET PYRENOIDES.

Avec ou sans le concours du complexe pigmentaire et de la photosynthèse, le stroma mitochondrial de la plupart des Chlorophycées élabore des *inclusions amyglacées*, que la solution iodo-iodurée colore parfois en bleu violacé (Edogones), plus souvent en brun foncé, et des *pyrénoïdes*. Ceux-ci, connus depuis les travaux de SCHMITZ (1882), sont des inclusions essentiellement protidiques, qui donnent les réactions classiques des protides et sont intensément colorées, après fixation, mitochondriale ou non, par l'hématoxyline ferrique et la fuschine acide anilinée d'Altmann, à la façon, par exemple, des nucléoles

du noyau (1). Ils rappellent aussi un peu la métachromatine vacuolaire, puisque le bleu polychrome les colore électivement en violet. Il est presque certain qu'en plus des protides ils renferment une petite quantité de lipides, car je les ai trouvés, chez les *Stigeoclonium* et les *Cladophora*, légèrement osmiophiles et soudanophiles, tandis que KATER (1929) voit apparaître des granulations osmiophiles dans ceux des *Chlamydomonas* fixés avec des liquides acétiques.

Les inclusions amylacées, traduisent l'intervention du plastidome dans le métabolisme des glucides, et les pyrénoides dans celui des protides. On sait que chez les plantes supérieures aussi ces deux interventions du plastidome sont manifestes. Ce sont des plastes qui élaborent l'amidon, et on y connaît de protéoplastes, et des chloroplastes à inclusions protéiques cristallisées. VOLKONSKY (1930) a d'autre part montré que, sans devenir un protéoplaste ni élaborer de pyrénoides, le leucoplaste amylofère des *Polytoma* joue un rôle important dans le métabolisme des protides.

Toutes les Chlorophycées ne sont pas amylofères et pyrénifères. Nous avons déjà noté que beaucoup d'espèces ont un plastidome apyrène; parmi celles-ci, quelques unes, comme les *Acetabularia*, les *Vaucheria* et les *Trentepohlia*, sont en outre dépourvues d'amidon. Je ne connais aucune Chlorophycée pyrénifère qui ne soit en même temps amylofère, bien que le cas soit fréquent dans d'autres groupes d'Algues (Diatomées, Chrysophycées, Hétérokontes, Phéophycées, etc...). Il ne paraît pas non plus y avoir aucune Chlorophycée chez laquelle des inclusions amylacées soient élaborées dans le cytoplasme, en dehors du plastidome, bien que ce puisse être la règle chez les Rhodophycées et les Euglèniens.

Chez toutes les Chlorophycées pyrénifères, les pyrénoides sont toujours logés dans le plastidome. C'est parce que la masse pyrénifère qui les contient peut constituer une forte saillie, ou même se séparer de la lame pariétale, que certains auteurs, tels que KATER (1929) à propos de *Chlamydomonas nasuta*, ont parfois affirmé le contraire. De plus, les pyrénoides sont toujours enveloppés de plaques amylacées, formées sur leur pourtour. Certains auteurs en ont conclu que le pourtour des pyrénoides était, dans le plastidome, l'unique lieu de formation de l'amidon. C'est par exemple ce qu'observent TIMBERLAKE (1901) dans le cas des *Hydrodictyon*, LUTMAN (1910) dans celui des *Closterium*, et CARTER (1919) chez les *Cladophora*. Mais SCHMITZ, dès 1882, avait noté que, chez beaucoup d'espèces, une partie de l'amidon est formée tout à fait indépendamment des pyrénoides, KLEBS (1891) avait fait la même remarque chez les *Hydrodictyon*, et BOURQUIN (1917) observe aussi que, chez les *Zygnema*, des inclusions amylacées peuvent se former sans intervention des pyrénoides. Le fait est d'ailleurs évident chez les espèces apyrènes, et chez *Scenedesmus acutus* qui, cultivé à l'obscurité en milieu sucré, par P.-A. DANGEARD (1921), perd son

(1) Cela ne signifie naturellement pas qu'ils soient de même nature que les nucléoles, ni même qu'ils puissent avoir une origine nucléaire, comme l'avaient admis, à tort, VON DERSCHAU et ARNOLDI.

pyrénoïde et continue à former de l'amidon. D'après leur origine, on doit donc distinguer avec KLEBS, du moins dans la plupart des cas, les inclusions amylicées « stromatiques » et les inclusions « pyrénoïdiennes ». Il n'en reste pas moins certain que l'existence constante de celles-ci pose un problème important, celui des relations entre pyrénoïdes et amylogénèse.

Un autre fait remarquable est que les espèces dépourvues d'inclusions amylicées sont souvent riches en pigments carotinoïdes. Les chloroplastes des Vauchériens sont aussi riches en xanthophylle que ceux des Hétérokontes et, comme ceux-ci, virent au bleu sous l'action de l'acide chlorhydrique bouillant; les chloroplastes des *Acetabularia* sont assez chargés de carotinoïdes pour que ceux-ci apparaissent sous forme d'inclusions rouges, que MANGENOT et NARDI (1931) comparent à des stigmas; on sait enfin que les cellules des *Trentepohlia* sont bourrées de globules lipidiques carotinifères. Il semble donc y avoir entre amidon et carotinoïdes un balancement physiologique, que nous retrouverons chez les Chrysophytes et les Phéophycées. D'ailleurs, selon GEITLER (1923) les carotinoïdes des *Trentepohlia* sont utilisés comme réserves nutritives, comme l'amidon. D'autre part, M. et A. LWOFF (1930) ont montré que, chez *Hæmatococcus pluvialis* cultivé à la lumière, l'acétate de soude déterminait une formation massive de carotinoïdes. Or, d'après A. LWOFF (1932), l'acide acétique, et les acides gras susceptibles de l'engendrer par β -oxydation, jouent un rôle de premier ordre dans la nutrition carbonée des organismes plastidiés, puisqu'il sont indispensables aux espèces chlorophylliennes cultivées à l'obscurité. On en peut conclure que les carotinoïdes se forment, comme les glucides, aux dépens de l'acide acétique ou de substances voisines. Le balancement entre carotinoïdes et amidon devient alors tout à fait explicable.

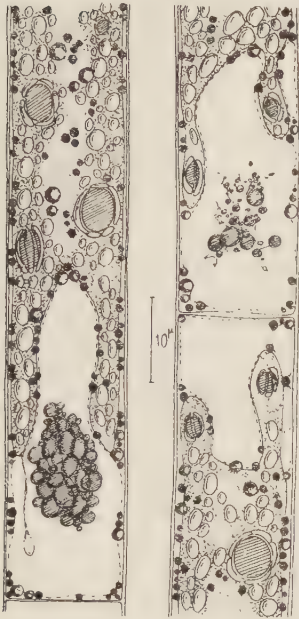
Dans ce qui va suivre, nous étudierons les conditions cytologiques de la formation de l'amidon « stromatique », puis celles de la pyrénogénèse, la structure des pyrénoïdes, et leur comportement pendant la division des cellules.

1°) *L'amidon stromatique. — Zones et centres amylogènes du plastidome.*

A. La première notion importante est que, du moins chez un certain nombre d'espèces, l'amidon ne se forme pas au hasard dans le plastidome, mais dans des centres ou des zones déterminés par la structure intime de celui-ci.

Les bords des éléments longitudinaux du chromatophore des cellules axiales des *Draparnaldia* (a, pl. 4) et les marges épaissies du chromatophore de certains *Mougeotia* (fig. 3) sont des zones amylogènes nettement localisées.

Chez d'autres *Mougeotia*, très grêles, (fig. 4). les foyers ou centres amylogènes sont régulièrement espacés selon l'axe du chromatophore, entre les pyrénoides; chacun d'eux est marqué par un amas de grains d'amidon. Quand la cellule et son chromatophore s'allongent, par croissance terminale et intercalaire, de nouveaux foyers se forment entre ceux qui existaient déjà, ou aux extrémités du corps plastidial.



Chez les *Cedogonium* et les *Bulbochaete* (pl. 11 à 13, et surtout b, pl. 15) un seul grain d'amidon se forme en chacun des centres amylogènes alignés selon l'axe des rubans plastidiaux, et nous avons vu qu'autour de chacun d'eux une portion du ruban plastidial peut s'individualiser par des étranglements et former un pseudo-plaste. De la même façon, chacun des éléments des rubans plastidiaux moniliformes des *Microspora* correspond à un centre amylogène, marqué par un petit amas d'inclusions amyloacées (pl. 17 et 18).

Rappelons enfin que le chromatophore des *Cladophora* (g. pl. 19) peut être presque complètement subdivisé en pseudo-plastes discoïdes, logeant chacun en son milieu un gros grain d'amidon, qui marque un centre amylogène.

Fig. 3. — *Mougeotia* sp., (diam. 14 μ). — Coloration vitale au bleu de crésyle : chromatophore (ponctué) avec grains d'amidon et pyrénoides; dans le cytoplasme, globules lipidiques (réfringents) et globules tanniques (en noir); dans le vacuome (qui était coloré en violet pourpre), inclusions vacuolaires colorées par le bleu de crésyle (en hachures); dans la cellule de gauche une « figure d'instabilité » renflée au sommet.

B. On note ensuite que les centres amylogènes peuvent être représentés par une portion différenciée du chromatophore, où les pigments font défaut, et où seul subsiste le stroma plastidial incolore. C'est ainsi que chez les *Cladophora* chaque grain d'amidon est entouré d'une étroite auréole leucoplastique (j, pl. 19). Bien que le fait soit loin d'être constant, il montre que l'amylogénèse est une fonction du stroma plastidial, et non du complexe pigmentaire, comme je l'ai déjà dit.

C. Enfin, les grains d'amidon peuvent non seulement grossir et proliférer, mais encore se diviser avec les centres amylogènes, comme on le voit en h, pl. 19, chez un *Cladophora*.

Ainsi s'explique, chez ces Algues, l'existence de pseudo-plastes à deux grains d'amidon (*g*, *h* et *i*, pl. 19); ces éléments dicentriques de plastidome sont destinés à se diviser à bref délai. Nous retrouverons la prolifération et la multiplication des grains d'amidon par division chez les *Mougeotia* et d'autres espèces, en étudiant les pyrénoides.

2°) *La formation des pyrénoides. — Transformation des centres amylogènes en centres pyrénogènes.*

On sait depuis SCHMITZ (1882) que les pyrénoides peuvent prendre naissance soit par division de pyrénoides préexistants, comme on le voit chez les *Cladophora* en *q*, pl. 19, les *Hormidium* (*e*, fig. 6), et chez le *Mougeotia* de la fig. 4, en *f*, *g* et *k*, soit par néoformation. C'est ce second processus que j'ai examiné dans quelques cas particuliers, ce qui m'a conduit à deux notions fondamentales.

a) La pyrénogénèse s'effectue, dans le plastidome, en des points homologues aux centres amylogènes.

C'est ainsi que chez les *Cladophora* le centre de chaque élément pseudo-plastique du chromatophore est occupé soit par un petit pyrénotide, soit par un simple grain d'amidon; l'homologie entre la situation des pyrénoides et celle des inclusions amy lacées ne saurait être plus manifeste (*i*, pl. 19). De même, chez les *Mougeotia* de la fig. 4, il est évident que les pyrénoides et les foyers d'amylogénèse, qui alternent le long de l'axe du chromatophore, occupent des situations morphologiquement équivalentes.

b) Un centre d'abord purement amylogène peut, à un moment donné, engendrer un pyrénotide.

La chose est déjà claire chez les *Mougeotia* de la fig. 4, en *h*, *i* et *j*, *k* et *l*, *m* et *n*, où on voit des amas d'amidon semblables, et semblablement situés, les uns sans pyrénoides, les autres logeant un petit pyrénotide en formation. Chez le *Mougeotia* de la fig. 3 on observe de même que les cornes terminales du chromatophore peuvent être purement amy lifères (*a*), ou au contraire loger, en plus des grains d'amidon, des petits pyrénoides (*b*). Mais c'est surtout chez les *Cladophora* (pl. 19) que les faits peuvent être suivis avec précision; on y voit (en *i*, *k* et *l*) comment les nouveaux pyrénoides peuvent être élaborés sur le flanc des grains d'amidon, dans leur auréole leucoplastique. Le grain d'amidon constitue l'une des plaques amy lacées qui enveloppent le jeune pyrénotide; une seconde plaque, très mince, se forme de l'autre côté. Le jeune pyrénotide se trouve ainsi enclos entre deux éléments amy lacés très inégaux. Ensuite, le plus gros de ces éléments se divise, et on obtient, côte-à-côte, un petit pyrénotide à deux plaques amy lacées semblables, et un grain d'amidon libre, marquant deux centres d'activité du plastidome qui, finalement, se sépareront dans deux éléments pseudo-plastiques distincts.



Fig. 4. — *Mougeotia* sp. (diam. 6 μ). — a : Coloration vitale au bleu de crésyle : noyau, chromatophore (en grisé) avec amidon et pyrénoides, vu de profil, globules tanniques (en noir), vacuoles avec endochromidies (en grisé); b à q : divers aspects des amas d'amidon et des pyrénoides, après traitement par la solution iodo-iodurée.

Nous en concluons que le plastidome des *Chlorophycées* comporte, de par la structure intime de sa substance, des centres d'activité physiologique et morphologique, que ces centres sont en principe des foyers d'amylogénèse, et que, lorsque leur potentiel physiologique devient suffisant, ils deviennent par surcroît des foyers de pyrénogénèse (1).

(1) La vie à l'obscurité abaisse le potentiel physiologique et supprime la pyrénogénèse chez les *Scenedesmus* étudiés par P.-A. DANGEARD (1921) ; l'amylogénèse persiste, parce qu'elle se manifeste pour un potentiel plus bas. Le récent travail de SZEJNMAN (1933) sur le pyrénoides des *Spirogyres* me paraît conduire à la même conclusion que celle que je formule ici.

Ainsi la pyrénogénèse et l'amylogénèse nous apparaissent comme deux fonctions distinctes du plastidome, mais qui se localisent aux mêmes points.

3°) La structure des pyrénoides.

A. De l'étude des données classiques sur le sujet, on peut déduire qu'un pyrénotide de Chlorophycée comporte trois parties distinctes : un *stroma* plastidial, le *pyrénotide proprement dit*, formé d'un ou plusieurs *pyrénosomes* essentiellement protéiques, logés dans la partie centrale du stroma, et une *enveloppe de plaques amylacées* élaborées dans sa partie périphérique.

a) La notion de *pyrénosomes* se laisse déduire des observations de LUTMAN (1910) qui observa le premier que les pyrénoides des *Closterium* sont subdivisés, par un système de cloisons rayonnant autour du centre, en plusieurs éléments pyramidaux. Mais c'est surtout les travaux de GEITLER (1926) qui permettent de l'asseoir définitivement et d'en apprécier l'importance. Selon cet auteur, un petit nombre de Chlorophycées seulement ont des pyrénoides simples, formés d'un seul pyrénosome globuleux (*Pediastrum*, *Sorastrum*, *Ankistrodesmus*). Chez la plupart des espèces, le pyrénotide est composé : 1° soit de deux pyrénosomes lenticulaires plan-concaves accolés par leurs faces planes (*Tetraspora lubrica*, *Stylosphaeridium pulchellum*, *Ulothrix*, *Enteromorpha*, *Cladophora*) ; 2° soit de plusieurs pyrénosomes pyramidaux rayonnant autour du centre (*Pyramidomonas*, *Chlamydomonas*, *Stigeoclonium*, beaucoup de Conjuguées, etc.), et 3° soit de plusieurs pyrénosomes en forme de segments ou de calottes sphériques, empilés de façon à constituer une sphère (quelques *Chlamydomonas*). Nous pourrions donc parler de pyrénoides *simples*, *bilenticulaires*, *polypyramidaux* et *zonés*. Dans certains cas pathologiques, les pyrénosomes peuvent se séparer les uns des autres. On retrouve des pyrénoides à plusieurs pyrénosomes chez certaines Euglènes, et chez des Diatomées (GEITLER, 1932), ainsi que chez les Hépatiques du g. *Anthoceros*, où les pyrénosomes sont toujours globuleux et séparés (SCHERRER, 1913). Depuis le travail de Geitler, I. Gross (1931) a figuré des pyrénoides zonés chez les *Ulothrix*.

Ces résultats permettent d'abandonner la notion de « pyrénocristal », devenue classique, et qui remonte à MEYER (1883) et SCHIMPER (1885), à une

époque où, sans souci de leur origine plastidiale, on voulait homologuer les pyrénoides à des grains d'aleurone, qui sont des formations vacuolaires. On comprend aisément qu'un pyrénoidé polypyramidal puisse avoir l'aspect polyédrique d'un cristal, surtout si les plaques amylacées qui l'enveloppent sont étroitement appliquées contre sa surface, comme en o, pl. 1. Mais il s'en faut de beaucoup que les pyrénoides soient toujours polyédriques; par exemple, ils peuvent avoir la forme d'un boudin arqué chez *Chlamydomonas Braunii*, d'un anneau souvent tronçonné chez *Chl. cingulata*, d'un chapelet chez *Pediastrum Boryanum*, et même d'une masse bourgeonnante irrégulière chez *Characium Sieboldi*.

b) La notion d'amidon pyrénoidien remonte à SCHMITZ (1882) et est classique. Selon LUTMAN et GEITLER, chaque plaque de cet amidon correspond à la face externe d'un pyrénosome. L'enveloppe amylacée d'un pyrénoidé simple est donc une sphère creuse, celle d'un pyrénoidé bilenticulaire est formée de deux plaques en écuelle, un pyrénoidé polypyramidal est entouré d'autant de petites plaques qu'il comporte d'éléments pyramidaux, et les plaques amylacées d'un pyrénoidé zoné sont des anneaux et des calottes. La concordance entre pyrénosomes et plaques amylacées n'est toutefois pas toujours absolue, puisque GEITLER (1925) figure, chez *Pyramidomonas montana*, dans un pyrénoidé disloqué, deux pyrénosomes accolés à la même plaque d'amidon.

La question la plus débattue a été celle du rôle du pyrénoidé lui-même dans la production de cet amidon. SCHIMPER (1885), EBERDT (1891) et beaucoup d'autres auteurs admettent que les protides du pyrénoidé peuvent se transformer en amidon. Tout récemment HOWITT (1930) tente d'expliquer comment : sous l'action des rayons ultra-violet, l'albumine se décompose et engendre du formol, qui pourrait servir à la synthèse de glucides. Dans son mémoire classique sur les *Hydrodictyon*, TIMBERLAKE (1901) croit de démontrer; des pyrénoides de ces Algues se séparent des parties lenticulaires à affinités tinctoriales modifiées, qui se transformeraient ensuite en amidon. D'après BOLD (1930), les segments du pyrénoidé des *Chlorococcum*, lors de la sporulation, se dissolvent et se transforment en amidon. MAC ALLISTER (1914) dit aussi que les pyrénosomes dispersés des *Anthoceros* peuvent se transformer en amidon. Mais ces données sont critiquées par LUTMAN (1916) et BOURQUIN (1917), et dès 1899 BOUBIER avait noté que l'amidon ne se forme pas dans le pyrénoidé lui-même, mais dans la substance plastidiale dépigmentée qui l'entoure, de sorte que STEINEKE et ZIEGENSPECK (1928) se bornent à prétendre que les protides du pyrénoidé servent à l'élaboration non pas de l'amidon, mais d'une diastase contribuant à sa synthèse, conception qui est, à son tour, critiquée par CZURDA (1929).

c) Quant à la notion de *stroma plastidial* des pyrénoides, c'est essentiellement à BOUBIER (1899) qu'on doit la rapporter. Cet auteur

compare un pyrénioïde à un leucoplaste; la masse protéique qui constitue le pyrénioïde proprement dit est entourée d'une enveloppe incolore élaboratrice d'amidon. TIMBERLAKE nie la réalité de cette enveloppe, et pourtant il décrit un espace non pigmenté entre le pyrénioïde et les plaques d'amidon, espace que retrouvent G. M. SMITH (1916) chez *Pediastrum Boryanum* et BOURQUIN (1917) chez les *Zygnema*. *Parfaitement observable sur le vivant*, cet espace n'est pas un artefact; il représente une partie du stroma leucoplastique du pyrénioïde, de même que les cloisons qui, d'après LUTMAN, séparent les pyrénosomes. Ainsi, la conception de BOUBIER mérite d'être retenue, à la condition de la modifier ainsi : *les pyrénosomes et les plaques amyloacées du pyrénioïde sont élaborés et logés dans une masse dépigmentée, qui est une portion différenciée, leucoplastique, du plastidome.*

B. La notion de centres d'activité physiologique du plastidome, et l'élaboration des pyrénioïdes par ces centres, d'abord uniquement amylogènes, telles qu'elles ont été exposées ci-dessus, permettent d'interpréter simplement la structure complexe des pyrénioïdes des Chlorophycées.

Le stroma plastidial incolore du pyrénioïde représente un centre d'activité du plastidome, nettement différencié. Les Cladophores nous ont déjà montré que ce centre pouvait se dépigmenter, alors qu'il n'était encore qu'amylogène, et que le stroma leucoplastique des grains d'amidon pouvait engendrer un pyrénioïde.

L'existence de pyrénosomes distincts, leur répartition selon un plan précis, et leurs relations avec les plaques de l'enveloppe amyloacée, indiquent que le centre amylo-pyrénogène leucoplastique a une organisation précise. En principe, sa région active est une surface sphérique, qui élabore des protides vers l'intérieur (pyrénioïde proprement dit) et de l'amidon vers l'extérieur (enveloppe amyloacée). La zone active correspond donc à l'espace clair qu'on observe entre pyrénosomes et amidon; elle s'intercale entre eux un peu comme un cambium entre bois et liber. Si cette surface active est continue, le pyrénioïde est simple, et son enveloppe amyloacée d'une seule pièce. Mais elle est le plus souvent décomposée en foyers distincts, à chacun desquels correspondent un pyrénosome et une plaque amyloacée. Il suit de là que les pyrénosomes ont une croissance centrifuge, donc que leur largeur doit aller en augmentant du centre à la périphérie. C'est en effet ce qu'on observe tant dans le type polypyramidal, où la chose est évidente (*Edogones*, *d*, pl. 15) que dans le type

zoné, où elle est plus inattendue (*Hormidium*, fig. 6). Même autour des pyrénoides simples, la zone active peut d'ailleurs l'être beaucoup plus à un pôle qu'à l'autre, de sorte qu'à celui-ci, l'enveloppe amyliacée est très mince, et même perforée, ce qui maintient une libre communication entre le stroma du pyrénuide et le reste du chromatophore (*Enteromorpha clathrata*, b, pl. 10).

Les deux exemples suivants montrent que l'organisation intime du centre pyrénogène est conditionnée par celle du chromatophore entier, elle-même sous la dépendance de l'architecture générale du contenu cellulaire. Chez les *Hormidium* (fig. 6), le pyrénuide est presque constamment formé de trois pyrénosomes en disposition zonée; il a par conséquent un équateur, correspondant au pyrénosome médian, et deux pôles, occupés par les deux autres; la figure montre que son axe polaire est presque toujours transversal par rapport au grand axe de la cellule; les exceptions à cette règle (on en voit une en g) sont rares. L'axe du pyrénuide coïncide donc avec l'axe du chromatophore, puisque celui-ci est pleural, et il coïncide aussi avec l'axe transversal de la cellule marqué par la position du noyau et celle du chromatophore. Chez les *Platymonas* (fig. 5) le pyrénuide est du type polypyramidal; il a néanmoins une polarité très marquée, parce qu'il est fortement ombiliqué, et que les travées du stroma plastidial qui séparent les pyrénosomes, au lieu de rayonner autour de son centre géométrique, partent du fond de l'ombilic. Or, l'axe polaire du pyrénuide, ainsi marqué par l'ombilic, coïncide toujours avec celui du corps cellulaire, et le pôle ombiliqué est toujours le pôle antérieur.

D'après cette conception de la structure des pyrénoides, la zone amylogène qui les entoure ne diffère pas d'un centre amylogène quelconque, si ce n'est qu'elle a une organisation plus précise et qu'elle est douée en outre d'un pouvoir pyrénogène. La genèse des pyrénoides par des centres d'abord purement amylogènes suffit à le démontrer, mais l'étude des pyrénoides du *Mougeotia* de la fig 4 en fournit une remarquable confirmation. Chaque pyrénuide y est en principe enveloppé de deux plaques d'amidon, qu'on voit proliférer d'une façon autonome, le plus souvent en sens inverse, pouvant ainsi devenir très longues, ou s'enrouler l'une autour de l'autre. Cette prolifération est souvent suivie de la fragmentation des extrémités de ces plaques en grains d'amidon. C'est tout à fait de la même manière que nous avons vu évoluer l'amidon stromatique des Cladophores. Il y a plus; comme

chez les *Cladophores*, on peut voir de nouveaux pyrénoides, satellites du pyrénoidé principal, se former *de novo* contre les plaques amyloées en voie de prolifération, sur leur flanc, à leur extrémité, ou entre leurs spires (*m, n, o* et *p*). L'amylogénèse pyrénoidienne a donc exacte-

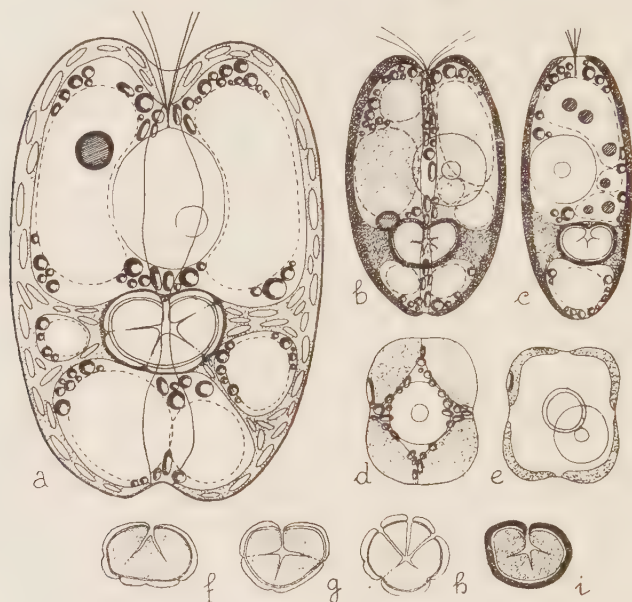


Fig. 5. — *Platymonas tetrahele*. — *a* : coupe longitudinale d'un individu vivant, sur laquelle on a projeté les contours des rubans du chromatophore, et le stigma; noyau nucléolé, pyrénoidé et chromatophore, amidon dans le chromatophore, stigma, vacuoles, inclusions lipidiques, fouets; *b* : un autre individu, vu par une de ses faces plates; *c* : le même, coupe sagittale; *d* : individu vu par son pôle antérieur; noter la structure du stigma; *e* : coupe transversale d'un individu analogue au précédent, mais à noyau non axial; *f, g* et *h* : trois pyrénoides ombiliqués, avec pyrénosomes nets; *i* : pyrénoidé, après action de la solution iodo-iodurée.

ment les mêmes caractères que l'amylogénèse stromatique, sauf qu'elle est plus active, témoignant ainsi du potentiel physiologique élevé des centres pyrénogènes. Son activité peut se traduire par la formation de petits centres amylogènes satellites, qui peuvent à leur tour devenir pyrénogènes puis, pyrénogènes ou non, se libérer du centre principal et constituer dans le chromatophore, de nouveaux centres indépendants. Une prolifération analogue de l'amidon pyrénoidien se retrouve chez les *Cladophora* (*m* et *n*, pl. 19), et chez les *Stigeoclonium*, où chaque pyrénoidé peut s'entourer d'un volumineux amas de grains d'ami-

don, qui se dispersent ensuite dans le chromatophore. C'est par un tel mécanisme que, chez certaines espèces, tout l'amidon peut avoir pris naissance autour des pyrénoides. Quant à la formation de pyrénoides accessoires dans l'enveloppe amylacée des pyrénoides principaux, elle a déjà figurée par BRISTOL (1920) chez *Chlorochytrium paradoxum*. Il est inutile de souligner combien ces faits rendent peu probable la participation des pyrénosomes à l'amylogénèse, telle que l'avait admise TIMBERLAKE.

Il suit de là que l'enveloppe amylacée des pyrénoides a, malgré la structure précise des centres pyrénogènes, une autonomie assez grande. On ne s'étonnera donc pas que la correspondance entre pyrénosomes et plaques amylacées puisse être moins absolue que ne l'admet GEITLER. C'est ainsi que je n'ai pu trouver de correspondance nette et constante entre ces éléments chez les *Hormidium* (fig. 6), bien que dans certains cas elle paraisse exister. Dans les pyrénoides bilenticulaires des Cladophores (*m*, *n*, *o* et *p*, pl. 19), la correspondance n'est assez souvent qu'approximative. Chez *Pediastrum Boryanum*, d'après G. M. SMITH (1916) comme d'après GEITLER, le pyrénouide est simple, et pourtant SMITH dit qu'il est entouré de trois ou quatre plaques d'amidon. On pourrait multiplier les exemples.

Une des raisons principales de cette discordance entre amidon et pyrénosomes paraît être que la structure du pyrénouide tend à se compliquer au cours de son développement, les foyers de sa zone active se multipliant par division, et que l'amidon et les pyrénosomes s'adaptent inégalement vite à cette complexité croissante, les plaques amylacées se multipliant, en général, plus facilement que les pyrénosomes. Ainsi, lorsque se forment les jeunes pyrénoides des Cladophores (pl. 19) ils paraissent d'abord simples, bien que déjà, de par leur mode même de formation, entourés de deux plaques d'amidon. Ce n'est qu'ultérieurement qu'ils se clivent en deux pyrénosomes lenticulaires. On voit en *d*, pl. 15, chez un *Edogonium*, un pyrénosome et sa plaque d'amidon en voie de division. Chez *Tetraspora lubrica*, la fig. *o*, pl. 1, montre aussi la multiplication des plaques d'amidon par division, mais il m'a été impossible de savoir si le pyrénouide était subdivisé en pyrénosomes pyramidaux correspondants. De même, selon PETROVA (1930), le nombre des plaques amylacées du pyrénouide des *Tetraciella* peut s'élever de deux à quatre, sans qu'on sache ce qu'il advient des pyrénosomes, que l'auteur n'a pas distingués. Nous retrouverons cette plasticité de l'enveloppe amylacée des pyrénoides en étudiant leur division chez les *Hormidium*,

Enfin, pour être complet, disons encore que les pyrénosomes ne sont pas toujours homogènes. TIMBERLAKE, chez les *Hydrodictyon*, et G. M. SMITH, chez les *Pediastrum*, ont montré qu'ils pouvaient être inégalement colorables en leurs diverses parties. GEITLER (1932) a décrit des pyrénoides vésiculisés chez les Diatomées. J'ai observé des pyrénosomes à inclusions réfringentes sphériques et non lipidiques, de nature inconnue, chez les *Cladophora* (p, pl. 19) et les *Stigeoclonium*.

4°) *Le comportement des pyrénoides pendant les divisions cellulaires.*

A. On sait qu'au cours de la division cellulaire les pyrénoides peuvent soit se diviser, chacun des pyrénoides-fils étant en principe destiné à l'une des cellules-filles, soit demeurer indivis et passer tels quels dans l'une de ces cellules. D'autre part, qu'ils se divisent ou non, ils subissent presque toujours une altération manifeste; les pyrénosomes deviennent plus grêles et plus espacés, et peuvent même se résoudre en granules épars ou anastomosés en réseau. Cette altération va souvent jusqu'à la disparition totale des pyrénoides, qui seront remplacés ultérieurement par d'autres, néo-formés. Une très forte altération des pyrénoides, ou leur disparition complète, sont surtout fréquentes lors de la sporogénèse ou de la gamétogénèse, c'est-à-dire quand plusieurs divisions du contenu cellulaire se succèdent coup sur coup, sans phases de repos intercalées (1). C'est ainsi que chez les *Tetraspora* (pl. 1) le pyrénotide peut persister et se diviser pendant les mitoses végétatives (en f), tandis qu'il disparaît toujours au cours de la sporogénèse (en m); GEITLER (1926) décrit la même chose chez des *Chlamydomonas*. Dans le même ordre d'idées, lors de la sporogénèse de certains *Carteria*, selon GEITLER, le pyrénotide persiste et se divise au cours de la première mitose; au cours des mitoses suivantes, les pyrénoides-fils ne se redivisent généralement pas, et disparaissent. Enfin, on peut poser comme une règle générale que l'altération des pyrénoides n'est profonde, et ne va jusqu'à leur disparition, que lorsqu'ils ne se divisent pas; le cas des *Carteria*, qui vient d'être cité, en est une remarquable démonstration. On peut conclure de là que les

(1) Cela résulte déjà des observations de BRAUN (1851), à une époque où la notion même de pyrénotide n'avait pas encore été dégagée,

divisions cellulaires sont, pour les pyrénoides, des périodes critiques, au cours desquelles ils sont menacés de destruction, et cela surtout s'ils ne s'adaptent pas à cette division et ne la suivent pas en se divisant eux-mêmes.

Les faits suivants permettront d'apprécier la valeur de cette conclusion. Chez les Conjugées, selon SCHMITZ, CHMIELEWSKY, etc... la division et la persistance des pyrénoides sont la règle. Au contraire, chez les Protococcales, d'après GEITLER (1926), ils ne persistent et ne se divisent que chez les *Chlorella* et les *Eremosphæra* (MAINX, 1927); ailleurs, ils ne se divisent pas, et disparaissent. C'est le cas des *Characium* (G. M. SMITH, 1916), des *Tetradismus* (id., 1913), des *Scenedesmus* (id. 1914), des *Pediastrum* (id., 1916) et des *Tetraëdron* (id., 1918). Toutefois, il peut y avoir des divergences entre les divers auteurs; ainsi chez les *Hydrodictyon*, les pyrénoides disparaîtraient complètement pendant la sporogénèse selon KLEBS (1891), tandis que d'après TIMBERLAKE (1901) leur disparition peut n'être qu'incompète; de même, selon ASKENASY (1888) le pyrénoides des *Pediastrum* peut soit se diviser avec la cellule, soit passer tout entier dans l'une des cellules-filles, tandis que G. M. SMITH dit qu'il disparaît toujours dès le début de la division. Il est donc probable que le comportement du pyrénoides varie, dans un même genre, d'une espèce à l'autre et, dans une même espèce, selon les races ou les conditions. La chose est encore plus manifeste chez les Volvocales. La division et la persistance du pyrénoides sont la règle chez *Chlorogonium euchlorum*, sa non-division et sa destruction chez *Chlorogonium elongatum* (HARTMANN, 1919). Nous avons cité le cas des *Chlamydomonas* et des *Carteria* examinés par GEITLER (1926). HARTMANN (1921) décrit la division régulière des pyrénoides chez *Eudorina elegans*, tandis que selon GROVE (1915) ils disparaissent pendant les divisions cellulaires. Le pyrénoides des *Hæmatococcus* persiste et se divise régulièrement, tandis que ceux de *Chlamydomonas Braunii* (HARTMANN, 1890) et de *Chlamydomonas nasuta* (KATER, 1929), ne se divisent pas et disparaissent. Chez *Tetraspora lubrica* j'ai observé (pl. 1) une forme où le pyrénoides persiste et se divise pendant les mitoses végétatives, tandis que MAC ALLISTER (1931) dit qu'il disparaît toujours. Chez *Stylosphæridium stipitatum* (GEITLER, 1925) le pyrénoides bilenticulaire ne se divise pas et finit par disparaître complètement. Chez *Pyramydomonas montana* (GEITLER, 1925), bien qu'il se divise et persiste, il se résout généralement en un amas de granules (pyrénosomes dissociés et réduits) au cours de la division cellulaire. Chez les *Ulothrix*, la persistance et la division des pyrénoides est la règle, même pendant la sporogénèse et la gamétogénèse (G. HAASE, 1910); c'est ce que montre notre fig. 6, dans le cas d'un *Hormidium*, sur lequel nous reviendrons. Toutefois, le pyrénoides en cours de division, lors de la sporulation d'*U. rorida*, est altéré, avec un aspect réticulé (LIND, 1932); chez *U. zonata*, selon I. GROSS (1931) l'altération est encore plus manifeste, et chez *U. oscillarina*, selon le même auteur, elle va jusqu'à leur disparition, et ils ne se divisent plus. Chez les *Draparnaldia*, selon FERGUSON (1932) les pyrénoides ne se divisent pas avec les cellules qui les contiennent; ils sont fortement altérés et peuvent même disparaître. Il n'y a pas non plus de division des pyrénoides chez les Ulvacées, d'après CARTER (1926), aussi les voit-on très

souvent se disloquer en granules chromatiques épars, sans toutefois disparaître complètement; GEITLER (1926) décrit même leur disparition complète pendant la gamétogénèse des *Enteromorpha*. Enfin on sait depuis STRASBURGER (1880) que les pyrénoides des Cladophores disparaissent au début de la sporogénèse, et ceux des Sphéroplées lors de la spermatogénèse, au lieu de se diviser.

Disons encore que lors de la destruction d'un pyrénouïde son enveloppe amylacée disparaît généralement la première, comme l'ont remarqué SCHMITZ (1882) et TIMBERLAKE (1901), de sorte qu'on obtient un pyrénouïde nu, autour duquel peut se reformer par la suite de l'amidon. Toutefois le phénomène inverse a été décrit et figuré par TIMBERLAKE (1901) chez les *Hydrodictyon* : persistance des plaques amylacées, alors que le pyrénouïde proprement dit a disparu complètement. Rien ne montre mieux l'indépendance fondamentale entre amidon et pyrénosomes.

*
**

B. Tel qu'il vient d'être décrit, le comportement des pyrénoides pendant les divisions cellulaires ne peut s'interpréter en disant que leur substance constitue une réserve nutritive utilisée à ce moment. Sans doute, lorsque les pyrénoides sont détruits, leurs composés protéiques peuvent être utilisés pour les besoins du métabolisme, mais ce n'est là qu'un phénomène accessoire et contingent. *Ils sont désorganisés ou détruits parce qu'au moment de la division cellulaire la structure intime du plastidome, dont dépend l'existence des centres pyrénogènes, et des pyrénoides eux-mêmes, subit des remaniements importants. S'ils se conforment à ces remaniements en se divisant, chaque pyrénouïde-fils pourra demeurer lié à un centre d'activité du plastidome, et persister sans subir autre chose qu'une altération légère. S'ils ne se divisent pas, on comprend qu'ils puissent au contraire perdre toute relation avec les centres actifs du plastidome, dans lesquels ils deviennent alors des corps étrangers, destinés à être détruits.* Les faits suivants appuyent cette manière de voir, qui essaye de ramener à une question de rupture d'équilibre physico-chimique l'interprétation de phénomènes généralement envisagés d'un point de vue téléologique.

a) Que la substance des pyrénoides puisse être utilisée comme réserve protéique, cela résulte par exemple des observations rapportées par CHODAT (1902) : les pyrénoides sont d'autant mieux développés que les Algues sont mieux nourries; ils disparaissent ou se réduisent considérablement quand les conditions de nutrition deviennent défavorables; ils s'évanouissent aussi quand la croissance et la prolifération des thalles deviennent très actives, par exemple

chez *Pleurococcus vulgaris* Menegh., quand cette espèce se met à croître sous forme de filaments, etc...

b) Que leur altération ou leur destruction au cours des mitoses n'aient pas pour cause leur utilisation comme réserves nutritives, cela résulte : 1) de l'existence de cas nombreux où les pyrénoides persistent et se divisent, sans être beaucoup altérés ; 2) du fait que leur destruction, lorsqu'ils ne se divisent pas, suit très souvent leur passage dans l'une des cellules-filles, de sorte que celle-là seule peut en bénéficier ; 3) du fait encore plus remarquable que, chez *Characium Sieboldi*, selon G. M. SMITH (1916) la destruction du pyrénoides est précédée de son expulsion hors du corps cellulaire, de sorte qu'aucune des cellules-filles n'en profite.

c) Nous avons d'autre part montré que cette altération et cette destruction sont liées à la division cellulaire, et plus intenses et plus fréquentes quand le pyrénoides ne s'adapte pas à cette division en se divisant lui-même ; notre proposition se trouve ainsi établie.

C. Enfin, lorsqu'il y a division des pyrénoides, celle-ci peut s'effectuer par un mécanisme presque aussi précis que celui d'une division nucléaire de type primitif. C'est ce qui ressort de l'étude de la division du pyrénoides zoné des *Hormidium* (fig. 6).

Normalement, l'altération de ce pyrénoides se traduit simplement par un certain amincissement des pyrénosomes, qui se trouvent ainsi plus largement espacés dans le stroma plastidial. Après fixation mitochondriale et coloration à l'hématoxyline ferrique, une régression convenablement dosée montre le chromatophore à peine coloré, le stroma plastidial du pyrénoides gris sombre, se prolongeant en étoile entre les plaques amylacées, et les pyrénosomes noirs. Le pyrénoides s'allonge selon le grand axe de la cellule en voie de division, puis s'étrangle en son milieu (fig. *c*, *k* et *l*) ; malgré cela, il reste complètement enveloppé d'amidon, les plaques amylacées de sa partie médiane s'allongeant avec celle-ci et l'entourant d'un manchon de plus en plus long et de plus en plus étroit. On arrive ainsi à la division complète en deux pyrénoides-fils, telle qu'elle est réalisée en *c* (à droite), en *n* et en *p*. En même temps, les pyrénosomes s'allongent, leur partie médiane déjà plus grêle que leurs extrémités, s'amincit, et finit par se rompre (*k*, à gauche, et *n*) ; la chose est naturellement plus nette pour le pyrénosome équatorial que pour les pyrénosomes polaires, et il en résulte que dans chaque pyrénoides-fils ce pyrénosome a d'abord la forme d'un coin (*n*). Tout ce processus rappelle étonnamment celui de la division de certains nucléoles, notamment ceux du noyau de l'Englénien *Heteronema acus*, tels que les décrit LÆFER (1931).

Quand l'altération du pyrénioïde est plus considérable, ses pyrénosomes se résolvent en granules, comme on le voit en *a*, en *i* et en *l*, et ces granules se répartissent entre les pyrénioïdes-fils. En *e* (à droite) on voit un cas intermédiaire, où les pyrénosomes ne sont qu'incomplètement subdivisés en granules.



Fig. 6. — *Hormidium* sp., le pyrénioïde et sa division. Fixation au Zenker-formol et coloration à l'hématoxyline ferrique; dans tous les cas, le pyrénioïde est représenté tel qu'il serait orienté dans un filament placé horizontalement.

Rappelons pour finir que la division des pyrénioïdes n'est pas forcément liée à celle des cellules; elle peut être conditionnée par la croissance cellulaire; c'est dans cette dernière circonstance que je l'ai observée chez les *Mougeotia* (fig. 4) et les *Cladophora* (*q*, pl. 19).

III.

INCLUSIONS CAROTINIFERES ET STIGMA.

1°) *Les inclusions carotinifères dans le plastidome des cellules végétatives.*

D'après MANGENOT et NARDI (1931) les plastes sans pyrénoides ni amidon des *Acetabularia* peuvent loger des inclusions carotinoïdes rouge-orangé, que les auteurs comparent à des stigmas.

Un phénomène analogue s'observe couramment chez les *Edogonium* et les *Bulbochaete* maintenus quelque temps dans des conditions biologiques défectueuses (séjour au laboratoire en milieu confiné, par exemple). On assiste aux phénomènes suivants : 1° le chromatophore devient jaunâtre ; 2° autour des grains d'amidon et des pyrénoides amylières apparaissent de très fins granules sphériques, d'abord tout-à-fait incolores ; 3° ces granules grossissent, et en même temps se chargent progressivement de pigments carotinoïdes, qui leur donnent une teinte jaune orangé d'abord très pâle, et finalement intense ; en même temps, ils peuvent prendre la forme de bâtonnets très courts ; 4° pendant que les granules se pigmentent, les grains d'amidon qu'ils entourent diminuent souvent de volume, et peuvent même cesser d'être nets (fig. 7).

Des ces observations on peut tirer d'importantes conclusions.

a) Le plastidome des Chlorophycées est susceptible de se charger de granules jaune-orangé, donnant les réactions des carotinoïdes (virage au bleu avec SO_4H^2 et au vert-bleu avec la solution iodo-iodurée) exactement comme un chromoplaste de plante supérieure, d'après les observations de GUILLIERMOND.

b) Ces granules comportent un stroma incolore de nature indéterminée, sur lequel est fixé le pigment ; ils sont carotifères et non pas purement carotinoïdes.

c) Ils se forment, comme l'amidon et les pyrénoides, dans les régions du plastidome qui sont ses centres actifs. Ce n'est pas en effet parce qu'ils se forment aux dépens de l'amidon qu'ils entourent celui-ci, puisque ce n'est pas lors de leur apparition, mais seulement lors

de leur pigmentation qu'on assiste à une déchéance des grains d'amidon.

d) L'amylolyse qui accompagne souvent la pigmentation de ces grains est un cas particulier du balancement physiologique entre ami-

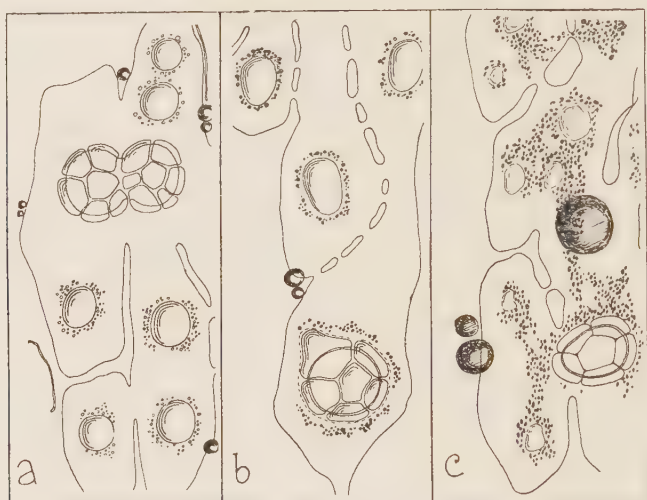


Fig. 7. — *Oedogonium Donnellii*, formation de granules carotinifères dans le plastidome, autour des grains d'amidon et des pyrénoides; observation vitale. En *a*, granules encore incolores, en *b*, début de coloration, en *c*, granules complètement formées, et dégénérescence de l'amidon.

don et carotinoïdes, dont nous avons déjà parlé. Tout se passe en effet comme si les carotinoïdes étaient formés aux dépens de l'amidon.

Nous allons voir que ces observations éclairent d'autre part le problème, encore débattu, de la nature du *stigma* des zoospores et des zoogamètes. C'est ainsi que la « tache oculiforme » des Eugléniens, telle que l'ont décrite FRANCÉ (1893), WAGER (1900), GRASSÉ (1925 et 1926), GUNTHER (1927), MAINX (1928), HAYE (1930), etc... peut, par analogie, s'interpréter ainsi : son stroma, qui subit une bipartition à chaque division cellulaire, et ne se forme jamais *de novo*, est un plaste différencié, passé au service de la cinétide; il est porteur de granules carotinifères tout à fait comparables à ceux des *Oedogones* et qui, généralement pigmentés, peuvent être à peu près incolores chez certains *Astasia* (DE BEAUCHAMP, 1911). Je crois que cette interpré-

tation ralliera tous les suffrages puisque GRASSÉ, après avoir vu d'abord dans cette tache pigmentaire l'équivalent d'un appareil parabasal, reconnaît maintenant, sans renoncer pour cela à l'homologie précédente, qu'il s'agit réellement d'une sorte de chromoplaste (GRASSÉ et POISSON, 1933). Or la tache oculiforme des Euglénienens a toujours été considérée comme un équivalent du stigma des éléments flagellés des Chlorophycées (1).

2°) *Le stigma des zoospores et des zoogamètes.*

A. Il y a cependant entre la tache oculiforme des Euglénienens et le stigma des éléments flagellés des Chlorophycées une différence importante : la première est un plaste entier, la seconde n'est qu'un organite élaboré par un plaste. *En toute rigueur, c'est l'ensemble des granules carolinifères de la tache oculiforme des Euglènes, abstraction faite du stroma qui les porte, qui équivaut à un stigma.* La chose est illustrée par les faits suivants.

a) Que le stigma soit une dépendance du plastidome, cela résulte déjà des observations d'OVERTON (1889) sur les *Volvox*, et de JOHNSON (1893) sur les *Draparnaldia* et, chez les Phéophycées, des admirables descriptions et figurations de zoospores et de zoogamètes de P. KUCKUCK, mais le fait a surtout été affirmé avec précision par W. ROTHERT (1914). MANGENOT (1922) s'est fait en France le champion de cette conception en montrant que même dans un organisme incolore comme un spermatozoïde de *Fucus* le stigma est formé par un plaste, à l'état mitochondrial. Chez les Chlorophycées, elle est solidement établie par le fait que le stigma des zooéléments est toujours porté par leur chromatophore, sur la face externe de celui-ci; rien ne permet d'admettre, avec SCHILLER (1923), qu'il procède, chez les Ulvacées, d'un corps paranucléaire cytoplasmique. Aucun cas n'est à cet égard aussi démonstratif que celui des *Microspora* de la pl. 18. Chez cette espèce, chaque zoospore possède deux stigmas dont l'un, développé le premier, est le plus gros. Dans les cellules mères

(1) ALEXEIEFF y voyait un Kinetonucleus, c'est-à-dire, selon GRASSÉ, un appareil parabasal; réciproquement APSTEIN (1910) fait du Kinetonucleus des Flagellés du g. *CRYPTOBIA* un stigma. La théorie actuelle de GRASSÉ conduit à homologuer l'appareil parabasal des Flagellés aux éléments du plastidome. V. à ce sujet DUBOSCQ et GRASSÉ, 1933.

de zoospores figurées en *h* et *j*, où le chromatophore présente des tractus très grêles et très pâles, on voit que l'un des stigmas peut être accolé à un tel tractus, mais qu'il n'est jamais libre d'attaches intimes avec le plastidome. De même, selon Ch. JANET (1912) le stigma des *Volvox* est fixé à un appendice du chromatophore.

b) Que le stigma équivaille à l'ensemble des granules pigmentés de la tache oculiforme des Euglèniens, cela résulte non seulement

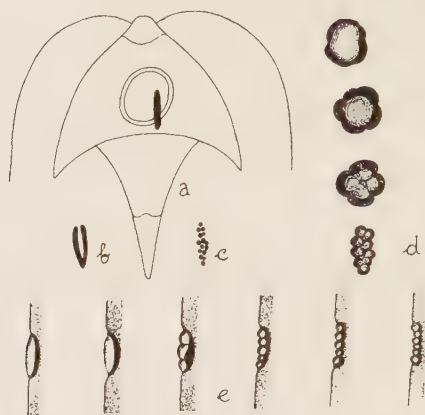


Fig. 8. — *a*, *Brachiomonas* avec stigma normal; *b*, stigma clivé longitudinalement (état de prédivision); *c*, stigma résolu en granules carotinifères; *d*, *Platymonas tetrahele*, résolution du stigma en granules; leucostigma lenticulaire et couche pigmentée; *e*, *Id.* de profil.

du fait qu'il est, comme eux, porté par un plaste, mais encore de celui qu'il peut se résoudre en granules carotinifères. S. O. MAST (1927) a décrit cette résolution chez les *Volvox* et les *Gonium*, mais il ne croit pas que *tout* le stigma se dissocie en granules. C'est pourtant ce qu'on peut observer chez les *Brachiomonas* (fig. 8), où des individus également actifs ont les uns un stigma simple, en bâtonnet (*a*), les autres un stigma clivé longitudinalement en deux stigmas fils (*b*), et d'autres enfin, au lieu et place du stigma, un amas allongé de granules carotinifères (*c*). Sur la même figure, on voit comment le stigma des *Platymonas* arrive à se résoudre de la sorte en granules distincts. Egalement morcelé en granules bien séparés est celui de la zoospore de *Stigeoclonium* représentée en *d*, pl. 2, au milieu, et j'ai observé la fragmentation incomplète de celui des zoospores des *Draparnaldia*, fragmentation incomplète qu'on trouve en *k* et *l*, chez les *Microspora* de la pl. 18.

B. De même que les granules carotinifères de la tache oculiforme des Euglèniens, et ceux du chromatophore des Eudogones, comportent un stroma incolore distinct du pigment qui l'imprègne, de même *un stigma est formé de deux parties, ainsi que je l'ai montré dans le cas des zoospores des Hétérokontes du genre Michococcus, en 1931 : une partie incolore ou « leucostigma », et un complexe pigmentaire carotinoïde*. Le complexe pigmentaire enveloppe le leucostigma, soit qu'il l'entoure réellement, soit qu'il en imprègne seulement le cortex. Presque toujours, le leucostigma est à la fois allongé et lenticulaire, une de ses faces étant accolée au chromatophore, et l'autre tournée vers l'extérieur, et la couche pigmentée est beaucoup plus développée sur la face interne, contre laquelle elle forme une sorte de coupe. C'est ce qu'on voit chez les *Platymonas*, sur la fig. 8. Mais chez les *Microspora* (h, j, k et l, pl. 18) et probablement aussi les *Stigeoclonium* (d, pl. 2), c'est la disposition inverse qui s'observe; la couche pigmentaire est appliquée contre la face externe du leucostigma lenticulaire. Lorsque, chez les *Platymonas*, le stigma se résout en granules, cette résolution atteint à la fois le leucostigma et le pigment qui l'enveloppe. Il résulte de cette disposition qu'un stigma vu de face a l'aspect d'une tache rouge orangé, cerclée d'un liséré beaucoup plus intensément coloré, comme on le voit chez les *Tetraspora* (n, pl. 1), les *Microspora* (h et k, pl. 18) et les *Platymonas* (fig. 8).

Cette distinction d'un leucostigma et d'une couche pigmentée correspond à celle, formulée par FRANCÉ dès 1893, à la suite de l'étude d'un grand nombre d'espèces, d'une *lentille* et d'une « *pigmentosa* ». C'est probablement à tort que KOFOID (1898), puis KOFOID et SWEZY (1921) nient l'existence d'un corps lenticulaire incolore dans le stigma des *Pleodorina* et des *Platydorina*, ainsi que dans celui des Péridiniens d'eau douce. DAHLGREN et KEPNER (1908) le retrouvent en effet chez les *Chlamydomonas*, où j'ai également pu l'observer, MAST et GRAVE (1916), puis MAST (1922 et 1927) chez les *Gonium*, les *Eudorina* et les *Volvox*. MAST suppose en outre qu'une couche d'une substance photo-sensible est interposée entre la lentille et la cupule pigmentée, mais il n'en fournit aucune démonstration probante. D'après ce que nous avons dit, il serait évidemment oiseux de chercher une semblable lentille dans la tache oculiforme des Euglèniens, où FRANCÉ avait cru à tort la retrouver; elle y est représentée par le substrat incolore des granules carotinifères. Par contre, on sait depuis POUCHET (1883-87) que le stigma des Péridiniens marins peut com-

porter un organe lenticulaire très développé, bien distinct de la couche pigmentée qui recouvre l'une de ses faces; l'ensemble peut avoir exactement l'aspect d'un véritable œil.

C. Depuis EHRENBERG (1838), presque tous les auteurs qui ont étudié les stigmas des zoo-éléments des Algues leurs attribuent la signification d'organes photo- et peut-être aussi thermo-sensibles. Telle était l'opinion de FRANCÉ, et elle est assez solidement étayée par les recherches expérimentales de cet auteur et celles de STRASBURGER (1878) sur le phototactisme comparé des cellules stigmatifères ou non, d'ENGELMANN (1882), sur les effets des variations brusques d'éclairement de la tache oculiforme des Euglènes, et de MAST (1911), qui a répété avec plus de précision les expériences des auteurs précédents. La façon dont fonctionne le stigma comme organe photo-sensible a d'autre part fait l'objet de théories variées; avec FRANCÉ, la plupart des auteurs l'ont assimilé à un œil pourvu d'un cristallin; MAST (1927) a émis, en s'appuyant sur des observations remarquables, une théorie assez différente, que je n'exposerai pas, théorie qui a été reprise depuis, dans ses grandes lignes, par A. HAYE (1930).

Je n'ai aucune donnée nouvelle à apporter au débat. Je ferai seulement remarquer que la situation du stigma sur le chromatophore est assez variable, pour une espèce donnée, mais néanmoins nettement en rapport avec la polarisation du corps cellulaire. C'est ainsi que chez les *Brachiomonas* il est toujours sur l'une des deux faces non coupées par le plan contenant les fouets. C'est à peu près la même disposition qui s'observe chez les *Platymonas*, si l'on suppose que cette espèce possède deux fouets dédoublés. Mais il peut être tantôt bien en avant du pyrénôide, et tantôt à peu près à son niveau (fig. 5).

Rappelons encore qu'un nouveau stigma est élaboré par le plastidome lors de la formation des zoospores et des zoo-gamètes des espèces pluricellulaires, et qu'il disparaît à la germination, après que la spore s'est fixée. Au contraire, chez les Volvocales, le stigma est souvent un organite constant du plastidome, qui se divise avant celui-ci (*b*, fig. 8) à chaque cytodiérèse.

CHAPITRE TROISIEME

LE CHONDRIOME DES CHLOROPHYCÉES

Selon les données, désormais classiques, de la Cytologie moderne, toute cellule végétale pourvue d'un plastidome possède aussi un *chondriome*, formé d'éléments ou *chondriosomes* (*cytosomes* selon P.-A. DANGEARD) incolores, peu réfringents et très labiles, vraisemblablement de nature lipo-protéique, granuleux, bacilliformes ou filamenteux. Ces éléments ont été caractérisés avec précision, dans le Règne végétal, d'abord par MEVES (1904) ; c'est surtout aux beaux travaux de A. GUILLIERMOND, commencés en 1911, que nous en devons une connaissance approfondie.

Les Algues vertes ne font pas exception à la règle générale, mais leur chondriome, d'observation souvent peu aisée, n'a été décrit, avant mes recherches personnelles, que chez un très petit nombre d'espèces : quelques Siphonées, quelques Conjuguées, un *Ædogone*, et la Volvocale incolore *Polytoma uvella*.

L'étude du chondriome des Chlorophycées présente cependant un double élément d'intérêt.

a) *D'abord, elle a une importance cruciale quant au problème, encore débattu, des relations qui peuvent exister entre chondriome et plastidome.*

Sans refaire l'histoire de ce sujet, déjà mainte fois exposé, rappelons en effet que ces relations ont fait l'objet de trois théories fondamentales (1).

(1) Voir le *Traité de Cytologie* de GUILLIERMOND, MANGENOT et PLANTEFOL. Je laisserai de côté la thèse défendue par PORTIER, WALLIN HURST et STRONG, selon qui les chondriosomes sont des « symbiotes » qu'on peut cultiver hors de la cellule.

1° Les premiers auteurs qui ont étudié les chondriosomes des cellules végétales (PENSA, 1910, LEWITSKY, 1911, NICOLSI-RONCATI, 1912, etc...) y ont simplement vu des primordia de plastes, des plastes embryonnaires ou avortés, se multipliant par division. Cette théorie a encore été soutenue tout récemment par J. V. LORI (1930) ; mais elle est à peu près abandonnée.

2° Pour d'autres, tels que A. MEYER (1911), RUDOLPH (1912), SAPEHIN (1913 et 1915), etc..., chondriosomes et plastes sont au contraire deux catégories complètement distinctes de constituants cytoplasmiques. C'est la théorie défendue en France par P.-A. DANGEARD et son école.

3° Enfin, GUILLIERMOND et ses élèves adoptent une théorie intermédiaire, selon laquelle il y a deux sortes de chondriosomes, en principe de même nature, mais différenciés dans deux sens divergents : les chondriosomes inactifs, ou chondriosomes proprement dits, et les chondriosomes actifs, qui peuvent se transformer en plastes.

Ces trois théories prétendent expliquer, chacune à sa façon, le fait que chez les Phanérogames, dans les cellules méristématiques et dans nombre de cellules adultes, celles de l'épiderme de l'Oignon par exemple, le plastidome est représenté par des éléments d'aspect mitochondrial, que les techniques actuelles ne permettent pas toujours de distinguer des chondriosomes. Selon la première et la troisième théorie, ces plastes d'aspect mitochondrial sont de vrais chondriosomes, tandis que selon la seconde, ils n'ont des chondriosomes que l'aspect, et ne se confondent avec eux que par un phénomène de convergence morphologique et physico-chimique.

Il suit de là que chaque théorie implique, bien que les auteurs ne l'aient pas toujours formulée, une hypothèse sur l'évolution des constituants du cytoplasme. La théorie de GUILLIERMOND laisse supposer qu'au début il n'y avait qu'une seule sorte de constituants figurés, qui ont donné, au cours de l'évolution, d'une part les plastes, d'autre part les chondriosomes ; l'auteur avait même cru en trouver la preuve lorsque, en 1915, n'arrivant pas à déceler de chondriosomes chez les Algues vertes (*Spirogyres* et *Oedogones*) il admettait que leurs chromatophores complexes représentaient à la fois le plastidome et le chondriome, encore indistincts et confondus. On traduirait une telle conception en disant qu'au début les plantes vertes avaient un « chondrioplastidome », dont une partie s'est ensuite réduite à des chondriosomes incolores et inactifs ; dans les cellules dépigmentées des plan-

tes supérieures, l'autre partie, ou plastidome, tend à son tour à subir la même réduction. La théorie de DANGEARD suppose au contraire établie dès le début la dualité entre plastidome et chondriome, cette dualité ne tendant à s'effacer, dans les cellules incolores des plantes supérieures, qu'en apparence, par un phénomène de convergence.

Or, les Chlorophycées ont en principe *toutes* leurs cellules, même leurs zoospores et leurs gamètes, pourvues d'un plastidome chlorophyllien, qui se multiplie régulièrement par division. Les éléments dépigmentés de quelques espèces résultent manifestement d'une évolution secondaire, et ne réalisent pas le cas fondamental. Par suite, si on démontre que ces Algues sont constamment pourvues, dans toutes leurs cellules, d'un chondriome indépendant des plastes ou du chromatophore, on aura démontré du même coup que les chondriosomes sont autre chose que les primordia des plastes ou des plastes avortés. C'est la démonstration fournie par RUDOLPH dès 1912, à l'aide des Vauchèries; elle permet de réfuter la première théorie.

D'autre part, les Chlorophycées réalisent, comme l'étude de leur plastidome nous l'a montré, un type très primitif d'organisation cytologique. Si leurs cellules sont toujours pourvues d'un chondriome distinct du chromatophore ou des plastes, si jamais le chromatophore ne peut être considéré comme représentant un chondrio-plastidome, ce sera un argument très important en faveur de la seconde théorie, opposée à celle de GUILLIERMOND.

b) D'autre part, l'étude du chondriome des Algues vertes permet de mettre en parallèle l'évolution du chondriome et celui du plastidome.

Les belles recherches de A. GUILLIERMOND ont mis ce parallélisme en évidence au cours de l'évolution ontogénique, dans les cellules méristématiques des plantes supérieures. Le chondriome y passe très souvent de l'état granuleux à l'état filamenteux pendant que les plastes mitochondriaux filamenteux se transforment en plastes différenciés, amylières ou pigmentés.

Il est donc intéressant de chercher si, chez les Chlorophycées, végétaux plastidiés qui réalisent les types cytologiques les plus primitifs, et où on peut le mieux suivre l'évolution du plastidome, le chondriome ne présente pas quelques caractères particuliers, qui rappellent, dans une certaine mesure, ceux des chromatophores.

Or, j'ai montré dans une note préliminaire (1931) qu'il en est bien ainsi.

*
**

Ce qui précède permet de comprendre que j'aie été amené à étudier le chondriome des Algues vertes dans le même esprit que leur plastidome c'est-à-dire celui de la morphologie comparée. Pour cela j'ai utilisé d'une part les résultats de mes recherches personnelles, d'autre part ceux de mes devanciers, et on verra que certains sont déjà assez anciens, le chondriome des Chlorophycées étant parfois assez visible sur le vivant pour ne pas échapper à de bons observateurs, même non prévenus.

Je n'ai mis en œuvre aucune technique compliquée. Les observations vitales, dont on ne saurait surestimer l'intérêt, ont servi de base à mes recherches. Pour obtenir des préparations durables, ou comme moyen de contrôle, j'ai d'autre part employé quelques techniques dites « mitochondriales ». Le fixateur qui m'a donné les meilleurs résultats, en général, a été le Zenker-formol (1). Ce liquide est préférable au formol bichromaté de Regaud, dont il diffère surtout par la présence du sublimé, qui coagule les protides. Le Regaud-Tupa, mélange de formol bichromaté et de nitrate d'urane, coagule aussi les protides et fixe bien le chondriome; malheureusement son action est trop brutale, et se traduit souvent par l'apparition d'artefacts. Ces faits me portent à penser avec M. MASCRÉ que, les chondriosomes étant lipo-protéiques, leur fixation est meilleure avec les mélanges qui coagulent énergiquement les protides. Le picro-formol de Regaud m'a aussi donné de bons résultats, dans quelques cas (*Stigeoclonium*). Je n'ai qu'exceptionnellement, et sans grand avantage, utilisé les fixateurs osmiés. La fixation a presque toujours été suivie d'une postchromisation d'une semaine, à froid, bien que ce ne soit pas là une précaution indispensable. Convenablement lavées à l'eau et, le cas échéant, à l'alcool iodé, les Algues ont été colorées *in-toto* soit à l'hématoxyline ferrique de Regaud, soit à la fuschsine anilinée d'Altmann, selon les procédés classiques, puis montées au baume du Canada. Cette dernière opération amenant souvent un ratatinement du contenu cellulaire, qui le rend illisible, j'ai généralement pris la précaution de dessiner au préalable quelques cellules typiques, simplement observées entre lame et lamelle, dans l'eau.

Dans ce qui va suivre, je m'efforcerai de rapporter tous les faits actuellement connus concernant le chondriome des Chlorophycées, et d'en dégager les idées d'intérêt général qu'ils comportent.

(1) Formule :

Solut. aq. sat. de sublimé.....	6 vol.
Solut. aq. de bichromate de K. à 3 %.....	6 vol.
Formol à 40 %	1 vol.
Durée du bain de fixation : 24 heures.	

I.

LE CHONDRIOME DES CONJUGUEES.

Les Conjuguées étant en principe demeurées fidèles au type archéoplastidié amphipyrrène, que nous avons considéré comme fondamental, c'est par elles que je commencerai mon exposé. On notera toutefois qu'elles réalisent un type amphipyrrène évolué, généralement éloigné de la forme primitive.

Le chondriome des Conjuguées est formé de chondriosomes typiques, en forme de bâtonnets ou de courts filaments, peu différents de ceux des plantes supérieures. Un type archéoplastidié d'allure relativement primitive est donc compatible avec un type de chondriome qu'on retrouve chez les plantes les plus évoluées. Les Conjuguées ne nous fournissent par suite aucun argument quant au parallélisme entre l'évolution du plastidome et celle du chondriome.

D'autre part, à côté des chondriosomes typiques, le cytoplasme des Conjuguées renferme généralement des « granula » d'aspect mitochondrial, mais que les techniques mitochondriales laissent incolores ou font disparaître. Extrêmement abondants chez les *Closterium*, où ils remplissent complètement le cytoplasme et sont entraînés par les courants de cyclose, et probablement aussi animés de trépidations browniennes, ces granula paraissent bien indépendants du chondriome. Ceux des Clostéries rappellent, mais en plus gros, les granula presque microscopiques et animés de mouvements browniens que GAVAUDAN (1932) a récemment décrits chez les *Ascoïdea*. Leur présence traduit une hétérogénéité du cytoplasme fondamental.

Chondriome et granula ont été aperçus sur le vivant dès 1887 par SCHWARZ, et en 1888 par ZACHARIAS. CHIFFLOT et GAUTHIER (1905) ont étudié les granula des *Closterium*, des *Cosmarium* et des *Spirogyra*, et noté que leur présence dépend de l'état d'hydratation du cytoplasme. Pour LEBLOND (1928) ce sont des micelles du cytoplasme fondamental, assez grosses pour être vues au microscope, ce qui n'est guère admissible. Rappelons encore que PALLA avait décrit chez les Conjuguées, sous le nom de « Karyoïdes », des granules cytoplasmiques éosinophiles, donc sans doute protéiques.

La première description précise des chondriosomes des Conjuguées (*Spirogyra* et *Zygnema*) est due à A. GUILLIERMOND. En 1915,

cet auteur, appliquant la technique de Regaud à des filaments entiers de *Spirogyres* n'avait pu y déceler un chondriome. En 1921, employant comme fixateur le liquide de Meves, puis étudiant des coupes à la paraffine de $1\ \mu$ colorées par la méthode de Kull, il observe des chondriosomes en bâtonnets ou filamenteux, rangés le long des bords du pastidome, ou groupés autour du noyau, et il parvient à les retrouver sur le vivant. C'était la première fois qu'on observait des chondriosomes chez une plante archéoplastidiée.

Depuis lors, P. DANGEARD (1924) a donné une description détaillée du chondriome et des granula des *Spirogyres*, et montré qu'il s'agit là de formations indépendantes. Il revient là-dessus dans son récent *Traité d'Algologie*, où il étend ses conclusions au cas des *Mougeotia* et des *Zygnema*. Contrairement à P. DANGEARD, MANGENOT (1929) admet au contraire que les granula sont des chondriosomes granuleux.

Chez *Zygogonium pectinatum* j'ai observé vitalement, dans le cytoplasme pariétal, des granula sphériques, souvent groupés en amas, et des chondriosomes filamenteux.

II.

LE CHONDRIOME DES VOLVOCALES ET DES PROTOCOCCALES.

Parmi ces Chlorophycées unicellulaires, le chondriome d'une seule espèce est connu. Encore est-ce une espèce aberrante, incolore, *Polytoma urella*, chez qui VOLKONSKY (1930) a décrit, en plus du leucoplaste pariétal amylicifère et réticulé, des chondriosomes en bâtonnets, souvent flexueux, situés dans la partie centrale du corps cellulaire. Donés des mêmes propriétés que le leucoplaste vis-à-vis des fixateurs et des colorants, ils en diffèrent par leur aspect, et parce qu'ils n'élaborent jamais d'amidon.

MOTTIER (1918) signale, sans donner de figures, l'existence de chondriosomes granuleux chez les *Hydrodictyon*, où il les colore par l'hématoxyline ferrique; la chose aurait besoin de confirmation.

M. et MME MOREAU (1916) ont eux-mêmes reconnu que ce qu'ils avaient décrit comme chondriosomes chez la Protococcale aberrante *Coccomyxa Solorinae* consistait en réalité en grains de vultine, précipités dans le vacuome sous l'action des fixateurs.

Tant sur le vivant qu'après fixation et coloration, c'est en vain que j'ai cherché le chondriome des *Chlamydomonas*, des *Platymonas* et des *Tetraspora* : des difficultés techniques liées à la petite taille des cellules et au grand développement du chromatophore m'ont empêché de le voir. Je tiens cependant son existence pour hautement probable.

Du seul cas connu (*Polytoma*) on peut conclure que, comme celui des Conjuguées, le chondriome des Chlorophycées unicellulaires peut être d'un type rappelant beaucoup celui des plantes supérieures.

III.

LE CHONDRIOME DES CHLOROPHYCEES PLURICELLULAIRES.

Au contraire, chez les Chlorophycées pluricellulaires archéoplastidiées — les seules que j'ai étudiées — le chondriome, jusqu'ici méconnu, peut réaliser une disposition qui n'est pas sans rappeler celle du chromatophore. Il tend alors à former dans la cellule un réseau à peu près continu de filaments anastomosés, qui peut doubler curieusement le système de rubans constituant le chromatophore pariétal. Il y a alors un parallélisme extrêmement net entre chondriome et plastidome.

Cet état continu, ou subcontinu, du chondriome, équivaut à l'état archéoplastidié du plastidome. On le retrouve chez des organismes dépourvus de plastidome, tels que le champignon hémiascé *Ascoïdea rubescens*, récemment étudié par B. VARITCHAK (1931). Les chondriosomes filamenteux ramifiés qu'on observe parfois chez d'autres Algues, telles que les Phéophycées, les *Codium* (MANGENOT, 1922), et chez les plantes supérieures (Pois et Iris, selon GUILLIERMOND, 1924), en sont probablement une réminiscence, comme s'il s'agissait là d'un état primitif ancestral.

D'autre part, cet état doit dépendre d'un équilibre physico-chimique avec le cytoplasme fondamental, puisque d'une façon générale les chondriosomes tendent à devenir filamenteux quand les cellules se gorgent d'eau, et à se fragmenter en éléments granuleux quand elles se déshydratent (WAGNER, 1930). La continuité du chondriome coïncidant avec celle du plastidome peut donc indiquer que, dans une

certaine mesure, l'équilibre entre ces deux constituants cytologiques et le cytoplasme est de même nature.

Quant au parallélisme entre les éléments du chondriome et ceux du plastidome, il indique que ces deux formations se conforment semblablement au plan d'organisation du contenu cellulaire, c'est-à-dire à l'action orientatrice du cytoplasme. En même temps, il peut traduire une influence du plastidome sur le chondriome, le second tendant à se ranger contre le premier, par le jeu d'actions moléculaires comme la tension superficielle et l'adsorption, ainsi que l'a noté autrefois BEAUVERIE chez les plantes supérieures, et GUILLIERMOND (1921) chez les *Spirogyres*.

Enfin, le chondriome, même lorsqu'il est du type subcontinu, nous apparaîtra comme capable d'importantes modifications morphologiques. De même que, chez les plantes ou les animaux supérieurs, des chondriosomes filamenteux peuvent se morceler en éléments granuleux et ceux-ci, en s'allongeant ou en se soudant entre eux, redonner des filaments, de même nous verrons chez quelques Algues vertes les filaments mitochondriaux se résoudre en granules, et un chondriome granuleux coexister avec le chondriome filamenteux subcontinu. Ici encore, un équilibre avec le cytoplasme paraît en jeu, et les chondriosomes granuleux peuvent différer par leur constitution physico-chimique des filaments mitochondriaux. C'est sans doute cette instabilité du chondriome, bien plus grande que celle du plastidome, qui fait que les espèces à chondriome continu sont moins nombreuses que les espèces archéoplastidiées, et que le chondriome des Conjuguées et des *Polytoma* est toujours formé de petits chondriosomes séparés.

1°) *Ulothrichales*.

En 1930, P. DANGEARD déclare n'avoir pu observer vitalement le chondriome des *Ulothrix*, jusqu'ici inconnu. Je n'ai pas été plus heureux que lui. Mais dans des cellules d'*Hormidium* fixées au Zenker-formol et colorées à l'hématoxyline ferrique, j'ai observé, dans certains cas, des granules ou de courts bâtonnets sidérophiles rangés dans le cytoplasme le long des bords du chromatophore (fig. 9). Il me paraît probable que ces corpuscules sont des chondriosomes. S'il en est bien ainsi, les *Ulothrichales* nous fournissent, après les Conjuguées et les *Polytoma*, un nouvel exemple de chondriome formé de chondriosomes distincts, dans des cellules du type archéoplastidié,

2°) *Chætophorales*.

La partie essentielle du chondriome des *Chætophorales* est au contraire formée d'un système subcontinu de longs filaments ramifiés et anastomosés, disposés parallèlement aux éléments longitudinaux du chromatophore. Le cytoplasme peut en outre contenir quelques petits globules de substance mitochondriale, et des « granula » dont une partie au moins sont des chondriosomes granuleux.

La partie filamenteuse subcontinue est connue depuis longtemps dans les grandes cellules axiales des *Draparnaldia*, où elle a été décrite et figurée par SCHMITZ, dès 1882, comme un système de filets cytoplasmiques longitudinaux, simples ou ramifiés, reliant les sommets des lobes du chromatophore aux extrémités de la cellule. MANGENOT (1922) les a observés en outre dans les cellules hyalines des poils et des rhizoïdes, et leur attribue une nature mitochondriale. Dans les cellules hyalines, ils représenteraient des leucoplastes filamenteux très allongés; dans les cellules axiales, ils formeraient les extrémités demeurées mitochondriales des chloroplastes allongés dont la réunion constituerait le chromatophore. E. LEBLOND (1928) les a aussi observés dans les cellules hyalines des poils, et a montré qu'ils pouvaient se résoudre en traînées d'éléments granuleux qui seraient, selon ses conceptions, comme les granula des Conjuguées, des micelles du cytoplasme colloïdal. Aucun auteur n'a reconnu qu'il s'agissait, en fait, d'un chondriome indépendant du chromatophore.

Mes recherches personnelles ont porté sur *Draparnaldia glomerata*, trois espèces de *Stigeoclonium*, *Chætophora elegans* et *Colocheete scutata*.

a) *Draparnaldia glomerata*.

Les filaments hyalins de Schmitz s'observent assez facilement, non seulement dans les cellules axiales (pl. 4 et 5), mais aussi dans les cellules des rhizoïdes et des poils, et dans celles des bouquets latéraux de filaments assimilateurs très pigmentés (pl. 6). Aucune cellule n'en est donc dépourvue.

Les fig. de la pl. 4 montrent qu'ils sont complètement indépendants du chromatophore, contrairement à ce qu'ont cru SCHMITZ et

MANGENOT. Ils ne partent nullement du sommet des lobes du chromatophore; ils peuvent parfaitement poursuivre leur course à sa surface, et le traverser dans toute sa largeur (fig. *b*). Ils sont alors logés dans une lame de cytoplasme très mince, et tendue, par la tension superficielle ou autrement. Ils dépriment la surface du chromatophore, y déterminant la formation d'un sillon, qu'on reconnaît aisément sous l'aspect d'une trainée plus pâle que le reste. Ils sont également indépendants du noyau, à la surface duquel ils peuvent courir (fig. *b*), et ne représentent nullement des trainées de cytoplasme périnucléaire doué d'une réfringence spéciale. Ils ne sont pas davantage des veines de cytoplasme fluide, comme on en connaît chez les *Vauchéries* et d'autres espèces. On n'y observe en effet aucune inclusion, ni aucune trace de courants; ils semblent au contraire se disposer, comme les trainées d'inclusions lipidiques qui les entourent souvent, selon la direction des tensions et des courants cytoplasmiques. D'autre part, leurs extrémités libres sont arrondies et nettes, jamais effilées, et ils peuvent se déplacer lentement, par ondulations latérales, dans le cytoplasme. Enfin, ils ne sont jamais dans le vacuome. Il s'agit donc bien d'éléments figurés du cytoplasme, indépendants du cytoplasme fondamental et du plastidome.

D'autre part, les filaments de SCHMITZ se comportent, vis-à-vis des réactifs, comme des chondriosomes. Ils en ont la faible réfringence et l'aspect mat. Ils n'absorbent pas les colorants vitaux du vacuome, rouge neutre et bleu de crésyle. L'acide acétique à 2 % les altère fortement, et très rapidement (*d*, pl. 5); en un quart d'heure, il les désorganise à tel point qu'on ne les retrouve pratiquement plus, dans le cytoplasme devenu lui-même granuleux. La solution iodo-iodurée ne les détruit pas, mais les colore très légèrement en jaune brun, et les altère: ils y deviennent variqueux et se tronçonnent en petits fragments, qui peuvent se vésiculiser. La solution aqueuse saturée d'acide picrique ne les colore pas, et les conserve, mais ils y prennent souvent un aspect moniliforme, indice d'un début d'altération. Par contre, après séjour de 24 heures dans une solution de formol à 4 % d'aldéhyde formique, on les retrouve intacts, et même plus visibles que sur le vivant. Les fixateurs mitochondriaux comme le Zenker-formol les conservent aussi très bien. Le pouvoir fixateur du formol à leur égard est tel qu'ils sont conservés dans les fixateurs acétiques formolés, comme le liquide de BOUIN ou celui de DUBOSCQ et BRASIL; ce pouvoir fixateur est toutefois insuffisant pour empêcher que, même

avec ces liquides, ils ne soient fortement altérés. (1) Après fixation, les filaments de SCHMITZ sont colorés électivement par la fuchsine acide anilinée et par l'hématoxyline ferrique. Ils se comportent donc bien comme un chondriome.

En principe, ces filaments sont continus; vers les extrémités du corps des cellules axiales, ils peuvent se ramifier et s'anastomoser en réseau (*a*, pl. 4), formant ainsi dans la cellule un chondriome subcontinu réticulé, dont la disposition, les filaments principaux étant longitudinaux, n'est pas sans rappeler celle du plastidome, également formé d'éléments longitudinaux anastomosés, et également susceptible de prendre un aspect réticulé. Mais dès que la cellule commence à souffrir du séjour au laboratoire, en même temps que la morphologie du plastidome se dégrade, les filaments de SCHMITZ se tronçonnent en chondriosomes filamenteux, qui sont des chondriocontes très typiques (*b*, *c* et *d*, pl. 4).

Cette altération morphologique simultanée du plastidome et du chondriome indique que ces deux formations :

- a*) ont une parenté physico-chimique;
- b*) sont l'une et l'autre en équilibre avec le cytoplasme ambiant.

La disposition même du chondriome subcontinu traduit cet équilibre, qui conditionne à la fois la disposition du chondriome, celle du plastidome, et celle des trainées de fins globules lipidiques et de granula, les uns et les autres disposés en ordre longitudinal ou, lorsque s'accuse la torsion hélicoïdale du contenu cellulaire (*a* et *b*, pl. 5), selon les lignes directrices en S de celui-ci. Il est bien certain que, dans la région équatoriale des grandes cellules axiales, le chromatophore agit sur la disposition des filaments mitochondriaux qui se placent sur les lignes ponctuées séparant ses éléments longitudinaux, et suivent le bord de ses lobes (*a*, pl. 4). Mais l'influence du chromatophore ne saurait, à elle seule, expliquer la disposition du chondriome dans les extrémités hyalines du corps cellulaire, surtout lorsqu'on le voit, dans ces extrémités, prendre, en raison de la torsion hélicoïdale, une obliquité bien supérieure à celle des éléments du plastidome (*a* et *b*, pl. 5). L'influence du cytoplasme peut seule expliquer semblable disposition.

(1) On sait que le liquide de Bouin conserve le chondriome de certaines espèces, par ex., des *Pythium* (SAKSENA, 1932).

Des *granula hyalins*, flous et peu visibles, sont parfois abondants dans les grandes cellules axiales (*c* et *d*, pl. 4). Ils sont le plus souvent groupés contre le chromatophore, mais les courants cytoplasmiques peuvent les entraîner dans les portions hyalines de la cellule. La fig. *d* montre qu'ils peuvent se former par fragmentation des filaments de SCHMITZ, comme l'avait déjà observé LEBLOND.

Une partie d'entre eux au moins appartient donc au chondriome. Mais ils sont plus flous, moins réfringents que les filaments mitochondriaux, et je ne les ai pas retrouvés dans les cellules fixées et colorées. La désagrégation du chondriome filamenteux en éléments granuleux paraît donc être la conséquence d'une modification de sa constitution physico-chimique et, partant, de son équilibre avec le cytoplasme. Il reste d'autre part possible qu'une partie des granula ne soient pas de nature mitochondriale, et doivent être homologués à ceux des Conjuguées.

b) *Stigeoclonium*

Des filaments mitochondriaux ramifiés et anastomosés, et très comparables aux filaments de SCHMITZ des *Draparnaldia*, représentent la partie essentielle du chondriome dans les cellules des *Stigeoclonium*, qu'il s'agisse des cellules chlorophylliennes ou des cellules hyalines des poils (pl. 2). Ils sont beaucoup plus visibles sur le vivant, de par leur diamètre et surtout leur réfringence, chez *St. tenue* que chez les autres espèces étudiées, ce qui indique que, dans l'intérieur d'un même genre, pourtant très homogène, la constitution physico-chimique du chondriome est susceptible de variations.

Ils sont toujours logés dans le cytoplasme où ils peuvent se déplacer, et tout à fait distincts des « figures d'instabilité myéliniformes » que celui-ci peut émettre dans les vacuoles (*h*, pl. 2). Ils sont également indépendants du noyau, ainsi que du chromatophore, par rapport auquel ils sont disposés comme ceux des *Draparnaldia*, c'est-à-dire selon les lignes ponctuées qui le subdivisent en éléments longitudinaux, et le long des bords de ses lobes. Plus encore que ceux des *Draparnaldia* ils ont tendance à se diviser en files de chondriocontes typiques (*c* et *i*, pl. 2).

Leur aspect et leur comportement vis-à-vis de l'acide acétique et des autres réactifs, des fixateurs et des colorants sont ceux de chondriosomes, comme les filaments mitochondriaux des *Draparnaldia*. Ils

sont notamment susceptibles de se vésiculiser quand ils commencent à s'altérer, dans les cellules en mauvais état (*g* et *i*, pl. 2). On les voit, sur la pl. 3 (fig. *a* et *b*), après fixation et coloration selon les techniques mitochondriales.

Je n'ai pas observé de granula chez les *Stigeoclonium* mais les fig. *a* et *b*, pl. 3, montrent que leur cytoplasme peut contenir, outre le chondriome filamenteux, de rares globules de substance mitochondriale.

En *a*, pl. 2, on remarquera que le chondriome filamenteux coexiste, dans les poils hyalins, avec un plastidome presque incolore et peu visible, dont il est tout-à-fait indépendant. Il ne représente donc pas le plastidome de ces poils, comme l'admettait MANGENOT.

c) *Chatophora elegans*

La cytologie des *Chatophora* est identique à celle des *Stigeoclonium*, tant en ce qui concerne les cellules chlorophylliennes qu'en ce qui a trait aux poils hyalins, et tant d'après les observations

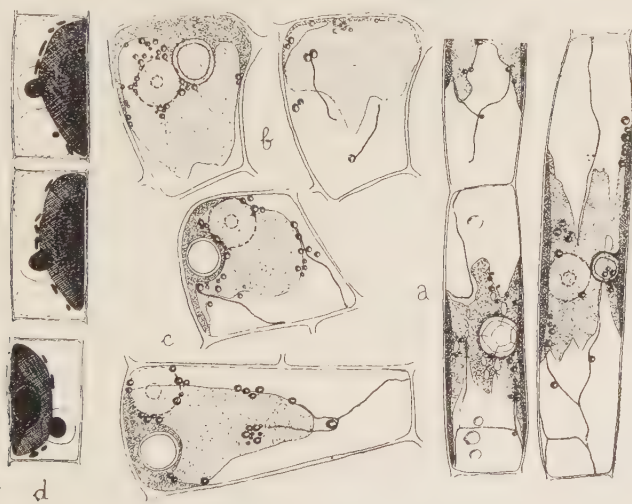


Fig. 9. — *a*, *Chatophora elegans*, observation vitale : chromatophore et chondriome filamenteux, pyrénoides dans les chromatophores, globules lipidiques, inclusions sphéroïdales dans le vacuome; *b*, *coleachæte scutata*, cellule du bord du thalle, observée vitalemment; à gauche, face supérieure : chromatophore, pyrénoides, noyau, globules lipidiques autour du noyau; à droite, face inférieure : deux chondriocontes; *c*, *Idem*, deux autres cellules; chondriome filamenteux sur la face supérieure; *d*, *Hormidium* sp., trois cellules fixées au Zenker-formol et colorées à l'hémotoxyline ferrique : noyau, chromatophore, et chondriosomes (?).

vitales (fig. 9) que d'après l'étude de cellules fixées et colorées par les méthodes mitochondriales (*c* et *d*, pl. 3). Dans les poils, le chondriome est bien indépendant du plastidome; s'il paraît, sur la fig. *d*, complètement tronçonné en chondriocotes, c'est en grande partie sous l'action des réactifs fixateurs. Plus encore que les *Sligeoctionium*, les *Chætophora* peuvent posséder de beaux globules de substance mitochondriale, en plus de leur chondriome filamenteux.

d) *Coleochæte scutata*

La fig. 9 montre enfin que c'est encore sous forme de filaments ramifiés que s'observe le chondriome des *Coleochæte*, dont l'organisation cellulaire rappelle celle des Ulves.

3°) *Ulvales*.

La cytologie des Ulves et des Enteromorphes est en effet très semblable à celle des Chætophorales. Dans les deux cas, le chromatophore est subdivisé en éléments incomplètement séparés, et n'ayant pas la valeur des plastes, par des files de perforations; dans les deux cas aussi, le chondriome est subcontinu, formé essentiellement de filaments ramifiés et anastomosés; dans les deux cas enfin, nous observerons dans le vacuome des inclusions sphéroïdales volumineuses. C'est essentiellement par la morphologie du thalle et, corrélativement, par l'architecture du contenu cellulaire, que les Ulvales diffèrent des Chætophorales; encore les Chætophorales à thalle scutiforme, comme les *Coleochæte*, et les cellules allongées de certains Enteromorphes font-ils qu'il n'y a aucun hiatus entre ces deux groupes, du point de vue qui nous occupe ici.

La fig. *a*, pl. 8, montre la disposition type d'une cellule d'Ulvacée. Contrairement au plastidome, mais toutefois logé comme lui dans le cytoplasme pariétal, le chondriome filamenteux subcontinu est plus développé sur la face polaire interne de la cellule que sur sa face externe. Sur la même planche, la fig. *c* montre que la solution iodo-iodurée le conserve, mais en le colorant légèrement et en l'altérant, exactement comme chez les *Draparnaldia*. On voit sur la figure comment il se présente au pôle interne des cellules, après fixation et colo-

ration mitochondriales : j'ai obtenu les très belles préparations qui m'ont donné ces figures en utilisant un *Enteromorpha* tubuleux, dont la paroi était formée d'une seule couche de cellules. Le morcellement du chondriome en chondriocontes est pour partie un phénomène naturel, et pour partie le résultat de l'action du fixateur ; il peut donner quelques chondriosomes granuleux.

Observé vitalement, ou après fixation et coloration, on retrouve un chondriome semblable, sur la fig 10, chez *Ulva lactuca* et *Entero-*

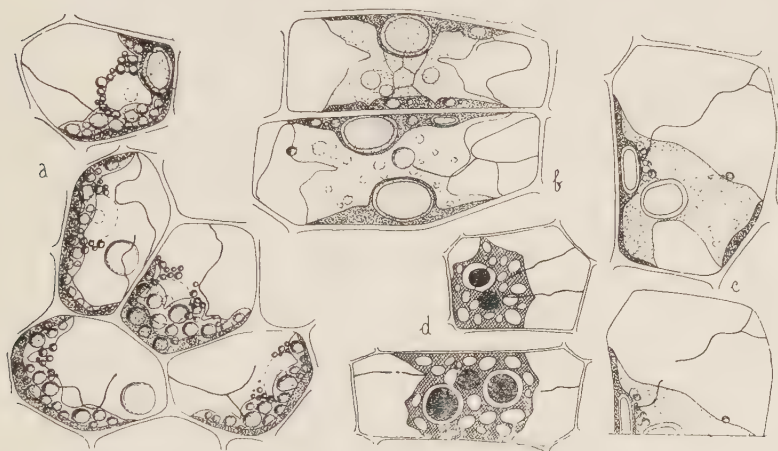


Fig. 10. — *a*, *Ulva lactuca*, face externe de cinq cellules, observées vitalement : chromatophores, pyrénoides, chondriome filamenteux, globules lipidiques, sphéroïdes vacuolaires, noyau ; *b*, *Enteromorpha clathrata*, face externe deux cellules allongées, observées vitalement : mêmes remarques ; *c*, *Idem*, deux aspects successifs du chondriome filamenteux d'une cellule, observée vitalement ; *d*, *Idem*, deux cellules fixées au Zenker-formol et colorées à l'hématoxyline ferrique : noyau, chromatophore, pyrénoides, chondriome.

morpha clathrata. On peut constater, en *c*, que ce chondriome est mobile, et que sa morphologie est instable : sous le microscope, on voit ses filaments se déplacer, puis se rompre, se ressouder, onduler, et changer constamment d'aspect.

A ma connaissance, aucun auteur n'avait jusqu'ici observé ce chondriome, dont j'ai donné une description sommaire en 1931.

4°) *Ædogoniales*.

Sauf P. DANGEARD qui, en 1930, a décrit des chondriocotes sinueux, accompagnés de granula, observés vitalement chez un *Ædogone* indéterminé, aucun auteur n'a non plus décrit le chondriome des *Ædogoniales*. Il est du même type que celui des *Draparnaldia*, comme leur chromatophore, c'est-à-dire formé d'un système de filaments hyalins ramifiés et anastomosés, complètement distincts du cytoplasme fondamental, du noyau et du plastidome, et dotés des propriétés mitochondriales. Il peut être accompagné de granula mitochondriaux. Les filaments du chondriome subcontinu peuvent se résoudre, comme ceux des Chætophorales, en chondriocotes libres, et c'est ceux-ci qu'a vus P. DANGEARD. Ils sont disposés le long des bords des éléments du plastidome, qu'ils doublent de façon très curieuse. Il peut y avoir en outre, comme chez les Chætophoracées, des globules de substance mitochondriale.

Sur la pl. 11, on retrouve en *a*, chez *Ædogonium Donnellii*, un plastidome et un chondriome filamenteux très analogues à ceux des *Draparnaldia*. Les filaments du chondriome sont mobiles, ils ondulent dans le cytoplasme, et l'un d'eux vient de se rompre. On voit en outre un globule de nature mitochondriale, près d'un des filaments. En *c*, le chondriome est tronçonné en éléments ramifiés; l'un de ces éléments comporte une grosse masse de substance mitochondriale, autour de laquelle rayonnent des filaments mobiles, à bouts arrondis et nets; des granula accompagnent ce chondriome filamenteux. En *b*, le plastidome est très réduit, le chondriome est formé de chondriocotes séparés, qui se déplacent le long des bords des rubans chlorophylliens et qui, au cours de leurs mouvements, peuvent se renfler, puis s'étirer, changeant constamment de forme, comme c'est aussi le cas des chondriocotes des plantes supérieures, selon GUILLIERMOND.

Ædogonium nodulosum (*a* à *c*, pl. 12), et l'espèce indéterminée figurée sur la même planche en *f*, possèdent un chondriome semblable, subcontinu ou morcelé en chondriocotes, et accompagné, chez la seconde espèce, de nombreux granula. Semblable aussi est le chondriome d'*Æ. rufescens* (pl. 13), et celui des *Bulbochæte* (pl. 13 et 14). Ces derniers surtout réalisent clairement le type continu réticulé, à filaments principaux longitudinaux.

Un chondriome filamenteux réticulé se retrouve dans les oogones (*d* et *e*, pl. 13, *f* et *g*, pl. 14), les zoospores (*g*, pl. 12) et les jeunes germinations (*d* et *e*, pl. 11), ainsi que dans les poils hyalins bulbeux des *Bulbochæte* (*e*, *d* et *e*, pl. 14).

Le formol, le Zenker-formol, le Regaud-Tupa et les mélanges osmiés fixent bien le chondriome des Œdogoniales; on peut ensuite le colorer par la fuchsine d'Altmann ou par l'hématoxyline ferrique (*e*, pl. 12; *a* à *e*, pl. 13; *a*, *b* et *e*, pl. 15). On obtient ainsi la coloration non seulement du réseau filamenteux ou des chondriocontes, mais aussi des globules de substance mitochondriale (*d*, pl. 13) et des granula (*a* et *b*, pl. 15). En 1931, n'ayant observé de granula fixés et colorés que contre les rubans du plastidome, j'avais supposé à tort qu'il s'agissait de granules chromatiques appartenant à celui-ci. Mes observations ultérieures m'ont convaincu de mon erreur. Elles m'ont montré que les granula des Œdogones, comme une partie au moins de ceux des *Draparnaldia*, sont de nature mitochondriale et appartiennent au chondriome.

Toujours comme chez les *Draparnaldia*, le parallélisme entre la disposition du chromatophore et celle du chondriome traduit une influence du premier sur le second, mais ne saurait être expliqué uniquement par cette influence. On voit en effet en *c*, pl. 14, ce parallélisme se maintenir même dans la portion hyaline de la cellule, où le plastidome ne s'étend pas. Ici encore, une action du cytoplasme ambiant, s'exerçant simultanément sur le plastidome et le chondriome, doit être invoquée.

5°) *Cladophorales*.

Tout aussi inconnu était jusqu'à ce jour le chondriome des Cladophorales. A cause de l'existence d'un vacuome externe et d'un chromatophore particulièrement complexe, son observation est extrêmement difficile. Je suis cependant arrivé à l'observer, après fixation, chez *Rhizoclonium hieroglyphicum* (*f*, pl. 19), et vitalement chez *Spongomorpha lanosa*, où la réduction du plastidome en rend l'étude aisée (*a*, *b*, *c* et *e*, pl. 19). On retrouve le type filamenteux ramifié et subcontinu des Œdogoniales et des Chætophorales, avec la même tendance, soit spontanément, dans la cellule vivante, soit sous l'action des fixateurs, au tronçonnement en chondriocontes distincts. Je n'ai observé, en dehors de ce chondriome filamenteux, ni granula ni

globules mitochondriaux. Le fait que les inclusions lipidiques s'ordonnent souvent comme ses filaments indique, ici encore, que sa disposition est influencée par des forces émanant du cytoplasme ambiant.

6°) *Microsporales*.

Bien que le plastidome des *Microspora* réalise, comme celui des groupes précédents, une disposition rubannée et réticulée, leur chondriome, que j'ai décrit sommairement en 1921, est formé de chondriosomes granuleux, bacilliformes ou filamenteux distincts, non ramifiés ni anastomosés, et ne formant jamais un système subcontinu. Ceci doit être mis en parallèle avec le fait que les rubans du chromatophore sont moniliformes, c'est-à-dire presque subdivisés en éléments distincts ayant valeur de plastes.

Il m'a été absolument impossible d'apercevoir les *chondriosomes* de ces Algues sur le vivant, mais les techniques mitochondriales m'en ont donné des préparations très claires, qui ne laissent aucun doute sur leur existence et leur morphologie (pl. 17). Comme chez les autres Chlorophycées filamenteuses, ils ont très nettement tendance à s'aligner le long des bords des rubans plastidiaux. Dans certaines cellules, ils ont tous l'aspect de granules ou de bâtonnets très courts, souvent géminés, ce qui indique qu'ils se multiplient par bipartition. Dans d'autres au contraire il n'y a guère que des chondriocontes, parfois aussi longs que le corps cellulaire, et pourvus d'extrémités arrondies très légèrement renflées. Dans beaucoup de cas, chondriosomes granuleux et chondriocontes coexistent. Il m'a été impossible de trouver une loi de répartition de ces divers types de chondriosomes le long d'un même filament.

Outre le chondriome, les *Microspora* possèdent des *corps périnucléaires* en forme de bâtonnets, bien visibles sur le vivant, grâce à leur réfringence, et sidérophiles. Logé dans le cytoplasme pariétal et appliqué contre la surface du corps cellulaire, le noyau est lenticulaire; les corps périnucléaires sont appliqués contre son contour, et l'encerclent. Ils sont bien moins nets dans l'espèce de la pl. 18 (fig. *h*) que dans celle de la pl. 17, où on les retrouve sur toutes les figures.

La nature de ces corps périnucléaires est énigmatique. Etant extérieurs au noyau, ce ne sont pas des prochromosomes, comme un exa-

men sommaire le laisserait supposer (voir surtout en *e*, pl. 17, la cellule du bas, où un des corps périnucléaire est complètement détaché du noyau). On sait que le noyau de beaucoup d'organismes est entouré de formations de nature variable : corpuscules issus de l'appareil parabasal chez les *Polytoma* (VOLKONSKY, 1930) et divers Flagellés (P. P. GRASSÉ, 1926), tégosomes lipoïdiques de la tête des spermatozoïdes de divers Mollusques (GRASSÉ et TUZET, 1929, TUZET, 1930), corps paranucléaire des *Leptomonas* (M. et A. LWOFF, 1929), etc... Mais il m'est impossible pour le moment, d'homologuer les corps périnucléaires des *Microspora* à aucune de ces formations. Je me bornerai donc à indiquer qu'ils sont bien visibles sur le vivant, fort peu labiles, non colorables par les colorants vitaux du vacuome, et au contraire, après fixation, intensément colorables par l'hématoxyline ferrique.

IV.

LE CHONDRIOME DES SIPHONALES.

Avec les Conjuguées, les Siphonées sont les seules Algues vertes qui, antérieurement à mes recherches, aient fait l'objet d'études cytologiques approfondies. Dès 1886, BERTHOLD avait observé et figuré, dans le cytoplasme des Vauchéries et des *Bryopsis*, de courts filaments moniliformes, peu visibles, entraînés par les courants cytoplasmiques, qui sont certainement des chondriosomes, peut-être altérés. La première description précise de chondriosomes chez les Algues est celle de RUDOLPH (1912), et a trait aux Vauchéries. Depuis lors, le chondriome des Siphonales a été étudié par F. MOREAU (1914), G. MANGENOT (1922 et 1934) et P.-A. DANGEARD (1925). Seuls les genres *Vaucheria*, *Bryopsis* et *Codium* ont été examinés.

Dans ces trois genres, dont aucun n'est archéoplastidié, et chez lesquels le plastidome est formé de plastides distincts, le chondriome est constitué par des chondriosomes granuleux assez faciles à observer sur le vivant. Granules et bâtonnets courts et souples dominant chez les Vauchéries et les *Bryopsis*; les *Codium* ont plus souvent des chondriocontes (MANGENOT, 1922).

Chez les Vauchéries, P.-A. DANGEARD (1925) avait cru pouvoir affirmer qu'une partie au moins des chondriosomes absorbent vitale-

ment le rouge neutre et le bleu de crésyle. S'il en était ainsi, le chondriome de ces Algues aurait des affinités tinctoriales qu'il ne manifeste ni chez les autres Chlorophycées, ni chez les Végétaux supérieurs. Mais G. MANGENOT (1932) vient de montrer qu'en réalité les Vauchéries contiennent, mélangés, et morphologiquement semblables, deux choses différentes : les chondriosomes véritables et des corps identiques à ceux que nous retrouvons, sous le nom de physodes, chez les Tribonèmes. Seuls les physodes absorbent le rouge neutre et le bleu de crésyle (fig. 12). A propos des Phéophycées et des Tribonèmes, nous verrons dans la seconde partie de ce mémoire, que ce sont peut être des chondriosomes chargés de substances métachromatiques ou de taninoïdes, mais que la chose n'est pas toutefois convenablement établie.

A ma connaissance, le chondriome d'aucune Siphonocladiale n'est connu.

V.

CONCLUSIONS.

Bien qu'il demeure encore trop de lacunes dans nos connaissances, on peut tirer de ce qui vient d'être exposé les conclusions suivantes :

a) Toutes les Chlorophycées, même archéoplastidiées, sont très vraisemblablement pourvues d'un chondriome. Dès les premiers stades de l'évolution des végétaux plastidiés on observe donc le dualisme chondriome-plastidome, ce qui paraît indiquer que ces deux formations cytologiques sont, à l'origine, radicalement distinctes, ainsi que le suppose la théorie de A. MEYER et de P.-A. DANGEARD. Notons cependant que, selon P. DANGEARD (1927), les *Porphyra* et les *Bangia*, Algues rouges archéoplastidiées, n'auraient pas de chondriome; du moins cet auteur n'a-t-il pu l'observer. Mais la détection d'un chondriome est souvent chose délicate, de sorte qu'en ce domaine les résultats négatifs des recherches n'ont qu'un intérêt limité, et ne doivent être admis qu'avec beaucoup de méfiance.

b) L'état archéoplastidié peut parfaitement s'accommoder du morcellement du chondriome en chondriosomes distincts (Conjugnées, *Polytoma*, *Hormidium*, etc...). Cependant, il est très remarquable de voir beaucoup de Chlorophycées posséder un chondriome filamenteux

subcontinu, et de noter que ces Chlorophycées réalisent un type relativement uniforme de plastidome : un chromatophore découpé par des files de ponctuations en éléments n'ayant pas valeur de plastas, et pouvant devenir réticulé-fenêtré. Il est également intéressant de voir, chez les *Microspora*, où les rubans plastidiaux tendent à se subdiviser en plastas, un chondriome formé de chondriosomes distincts. Ainsi s'accuse un parallélisme très net entre l'évolution du chondriome et celle du plastidome, encore que ce parallélisme soit partiellement masqué par l'instabilité morphologique du premier, et sa tendance au morcellement.

c) La disposition du chondriome est, comme celle du plastidome, conditionnée par les forces auxquelles il est soumis de la part du cytoplasme, en conformité avec l'architecture intime du contenu cellulaire. Chondriome et plastidome sont l'un et l'autre en équilibre mécanique, et aussi physico-chimique, avec le cytoplasme. Le parallélisme de leurs dispositions traduit d'une part une influence du second sur le premier, et d'autre part une similitude physico-chimique ayant pour conséquence, vis-à-vis du cytoplasme, une certaine identité de comportement.

Nous concluons donc que chondriome et plastidome sont, physico-chimiquement et physiologiquement parlant, très proches voisins, mais que cependant, l'étude des Algues, qui sont les plus primitifs des végétaux plastidiés, conduit à y voir deux constituants distincts du cytoplasme. Ce sont deux frères, mais chacun a son individualité.

CHAPITRE QUATRIÈME.

LE VACUOME DES CHLOROPHYCÉES

La notion de vacuome, telle qu'elle a fini par se dégager des travaux anciens de VON MOLH, de HOFMEISTER, de HANSTEIN, de NEGELI, de STRASBURGER, puis des célèbres recherches de DE VRIES (1885) sur la plasmolyse et le prétendu « tonoplaste », et des études ultérieures de VAN TIEGHEM (1888), de TSWETT (1896) et surtout de WENT (1888 et 1889), des expériences de PFEFFER (1890), reprises dans d'autres conditions par NEMEC (1900) sur la néo-formation des vacuoles, et enfin, à une époque plus récente, des observations de P.-A. DANGEARD, de P. DANGEARD, de A. GUILLIERMOND et de leurs élèves, est suffisamment classique pour qu'il me soit permis de n'en pas refaire l'historique. Je me bornerai à rappeler les points suivants.

a) Toute cellule végétale est constamment pourvue d'un vacuome, même celles des Bactéries et des Cyanophycées, qui n'ont ni plastidome ni chondriome distincts.

b) Les éléments du vacuome ne sont pas logés dans des inclusions spéciales du cytoplasme, tels que les tonoplastes de DE VRIES, bien que leur paroi cytoplasmique puisse, en raison des phénomènes de tension superficielle, adsorber des lipides et prendre une composition spéciale, comme d'ailleurs la surface externe du corps cellulaire (PARAT, 1928). La théorie de LLOYD et SCARTH (1926) selon lesquels les vacuoles se forment par vésiculation d'un film lipidique préexistant, n'a pas été confirmée.

c) Le contenu de ces éléments est très complexe. En principe, c'est une solution colloïdale de substances ayant pour certains colorants vitaux basiques tels que le rouge neutre et le bleu de crésyle une grande affinité, et prenant avec ces colorants une teinte métachromatique, c'est-à-dire orangée avec le premier, violet pourpre avec le second. Selon P. DANGEARD (1923), cette métachromasie dénote simplement que le contenu du vacuome est alcalin; elle disparaît quand il se charge de tannoïdes acides. P.-A. DANGEARD suppose que les colloïdes colorables du vacuome sont toujours identiques à la *méta-*

chromatine, ou *volutine*, des Bactéries, des Cyanophycées et des Champignons, décrite par BABES (1895), GRIMME (1902), GUILLIERMOND (1902) et DOBELL (1911) Mais GUILLIERMOND et ses élèves ont critiqué cette conception. Pour éviter toute confusion, je désignerai ces corps sous le nom de *substances ou colloïdes métachromatiques*.

d) La richesse en eau de ce contenu est très variable selon les cas. Le vacuome est généralement formé de vacuoles aqueuses et turgescentes, par suite de la tension osmotique des corps dissous dans leur suc et de l'hémi-perméabilité — ou mieux, la perméabilité sélective, — du cytoplasme. Mais il peut être aussi formé, comme c'est généralement le cas dans les méristèmes des plantes supérieures, d'éléments non turgescents, à contenu colloïdal métachromatique peu aqueux, épais et visqueux. Cela montre que la tension osmotique intravacuolaire, et la turgescence des vacuoles, ne sont pas réglées simplement par le teneur de celles-ci en colloïdes métachromatiques, mais par une teneur en cristalloïdes largement indépendants de ces derniers. VAN RYSELSBERGHE, puis L. LAPICQUE ont montré que cette teneur en cristalloïdes dépendait elle-même d'un équilibre avec le cytoplasme, selon le mécanisme complexe de l'épictèse (L. LAPICQUE, 1922).

e) Pour P.-A. DANGEARD et son école, il n'y a jamais néoformation d'éléments du vacuome; ils apparaissent toujours par division ou bourgeonnement d'éléments préexistants, et sont transmis par les éléments reproducteurs, comme le supposait WENT. Les expériences de PFEFFER et de NEMEC ne contredisent pas cette façon de voir, car les auteurs se sont placés dans des conditions anormales. Mais GUILLIERMOND et ses élèves (CASSAIGNE, 1931), ont signalé des faits qui paraissent en désaccord avec la thèse de P.-A. DANGEARD, de sorte que la question n'est pas résolue.

Cette question touche à celle de la définition précise du vacuome. Divers éléments du contenu cellulaire peuvent avoir l'aspect et les propriétés des vacuoles, notamment la colorabilité par le rouge neutre et le bleu de crésyle, sans pour cela appartenir au vacuome. Si les éléments de celui-ci ne se forment jamais *de novo*, le vacuome pourra être défini de façon précise et sans ambiguïté. Sinon, sa définition sera forcément plus vague. Dans l'expectative, nous adopterons l'attitude suivante : *appartient au vacuome tout ce qui peut se former aux dépens d'un élément caractérisé du vacuome, ou se transformer en un tel élément*. Cette définition est pratiquement suffisante.

f) Enfin le vacuome est tout-à-fait indépendant du plastidome et du chondriome.

Ces notions s'appliquent aux Algues vertes dont les cellules sont toutes pourvues d'un vacuome typique bien reconnaissable sur le vivant, et facile à colorer vitalement par le rouge neutre et le bleu de crésyle.

I.

MORPHOLOGIE COMPAREE DU VACUOME
DES CHLOROPHYCEES.

Il y a généralement une relation très nette entre l'aspect et la disposition du vacuome, l'architecture générale du contenu cellulaire et la disposition du plastidome. Toutefois, cette relation ne suffit pas à caractériser la morphologie du vacuome, qui peut se ramener à un petit nombre de types.

1°) *Le type « aggrégé ».*

Dans ce premier type, le vacuome est constitué par un ou plusieurs amas de petits éléments vacuolaires à contenu colloïdal métachromatique généralement concentré, parfois même quasi solide. Ces éléments peuvent être sphériques, ou au contraire diversement étirés par les tractions qu'ils subissent de la part du cytoplasme. Par rapport à leur teneur en colloïdes, leur teneur en cristalloïdes osmotiques est faible. Nous étudierons plus loin le phénomène de l'« aggrégation » vacuolaire, auquel ce type de vacuome emprunte son nom.

Ce type est le plus répandu chez les Chlorophycées unicellulaires : Volvocales et Protococcales. Il a été décrit par Ch. JANET (1914) qui appelle « Volutins » les petits éléments du vacuome aggrégé des Chlamydomonades et des *Volvox*, riches en volutine proprement dite, puis par P.-A. et P. DANGEARD (1924) chez les *Gonium*, *Eudorina* et *Volvox*, et par de PUYMALY (1924) chez diverses Protococcales aériennes. C'est à tort que ce dernier auteur croit qu'il caractérise les Algues aériennes. P.-A. DANGEARD (1930 et 1931) le décrit à nouveau chez son *Platymonas Roscoffensis*, et chez diverses Chlamydomonadines, et VOLKONSKY (1930) le retrouve chez *Polytoma urella*. Il est aussi caractéristique des Euglènes. On le trouvera figuré, pl. 1, chez un *Tetraspora* et un *Asterococcus*.

Selon P. DANGEARD (1932), ce même type de vacuome se retrouve dans les zoospores et les zoogamètes des Algues vertes pluricellu-

lares, où les éléments vacuolaires à suc concentré peuvent parfois s'étirer en filaments et s'anastomoser entre eux.

Il ne faudrait cependant pas croire que ces éléments flagellés et les Algues vertes unicellulaires ne puissent avoir un vacuome d'un autre type. Ce sont de grandes vacuoles aqueuses et turgescentes, occupant une bonne partie du volume cellulaire, et peu nombreuses, que j'ai observées chez *Platymonas tetrathele* (fig. 5), *Eremosphæra viridis*, et dans les zoospores ou les zoogamètes des *Enteromorpha*, des *Microspora* (pl. 18), des *Stigeoclonium* (pl. 2) et des *Draparnaldia*. On remarquera leur importance chez *Platymonas tetrathele*, où elles envahissent même les espaces compris entre les tractus qui relie la masse pyrénifère du chromatophore à sa lame pariétale.

2°) Le type à vacuoles polaires.

Ce type est caractéristique des Chlorophycées filamenteuses à cellules subcylindriques, telles que les Ulothrichales (*Hormidium*, fig 13, a), les Chætophorales (*Stigeoclonium*, pl. 7), certains *Edogonium* (h et g, pl. 16), et les *Microspora* (pl. 17 et 18).

Chacune des cellules renferme, de part et d'autre du pont cytoplasmique transversal qui loge, en son milieu ou sur le côté, le noyau, une grande vacuole polaire, tantôt simple, tantôt subdivisée par quelques travées cytoplasmiques transversales. Chez les *Microspora* de la pl. 17, le pont équatorial au niveau du noyau est très mince, ce dernier étant pleural. Dans les autres cas, il est au contraire épais. Généralement presque égales, les deux vacuoles polaires sont au contraire très inégales dans les poils des Chætophoracées; nous y reviendrons plus loin.

En outre, il y a généralement de petits éléments vacuolaires soit dans le pont équatorial ou, comme chez les *Microspora* de la pl. 17, sur son pourtour, où ils déterminent une zone « spumeuse » déjà bien figurée par BERTHOLD (1886), soit sur le pourtour des travées qui peuvent cloisonner les vacuoles polaires, ou aux extrémités de la cellule. Ces vacuoles accessoires dérivent des vacuoles polaires par bourgeonnement (r et r, pl. 7); un développement ultérieur des bords du chromatophore peut ensuite les en séparer, de sorte qu'elles deviennent externes par rapport à la lame pariétale du plastidome (m et o, pl. 7). Elles peuvent avoir, comme les éléments vacuolaires

du type aggrégé, un contenu colloïdal plus concentré que celui des vacuoles polaires.

Quand la cellule se divise, chaque cellule fille n'emporte qu'une des vacuoles polaires, et une partie des vacuoles accessoires, aux dépens desquelles une seconde vacuole polaire sera formée (*a*, p. 7). Il peut d'ailleurs aussi se faire que, lors de la division cellulaire, les vacuoles polaires se divisent pour former directement celles des cellules-filles, comme c'est le cas lors de la formation des rameaux latéraux chez les *Draparnaldia* (*l* et *m*, pl. 7).

3°) *Le type alvéolaire ou « spumeux ».*

A. C'est surtout chez les *Cladophora* et les *Rhizoclonium*, parmi les Chlorophycées, que ce type est réalisé ; il est beaucoup plus fréquent chez les Hétérokontes et les Phéophycées.

Soit d'abord *Spongomorpha lanosa*, Cladophoracée marine (pl. 19). Dans beaucoup d'articles terminaux, le cytoplasme, en grande partie occupé par le plastidome continu, est une sorte d'éponge, dont les cavités sont des vacuoles remplies d'un suc épais et visqueux, comme dans le type aggrégé. Sous l'action des tractions cytoplasmiques, ces vacuoles s'étirent et peuvent s'anastomoser entre elles. Dans les cellules sous-jacentes, et parfois dans les cellules terminales elles-mêmes (fig. *d*), le chromatophore se réduit à peu près à un manchon subpariétal fenêtré. Corrélativement, le vacuome se trouve subdivisé en deux parties : une partie interne, formée de grandes vacuoles aqueuses, alvéolaires, séparées par un réseau, d'ailleurs lâche, de minces travées cytoplasmiques, et une partie externe qui conserve ses caractères initiaux, c'est-à-dire reste formée de petits éléments à contenu visqueux. Enfin, plus loin du sommet, dans les articles où le chromatophore n'est plus représenté que par quelques rubans anastomosés très espacés, les travées intervacuolaires disparaissent dans le vacuome interne, qui devient continu, tandis que les vacuoles externes, n'en étant plus séparées par le plastidome, deviennent plus aqueuses, et tendent à se fusionner avec lui (*e*, pl. 19).

L'étude de cet exemple nous fait comprendre ce qu'est le vacuome *alvéolaire*, lié à une structure spongieuse ou, selon le terme de CRATO, *spumeuse*, du protoplasme et du plastidome.

Chez les *Cladophora* proprement dits, et les *Rhizoclonium* on retrouve, séparés par le manchon plastidial fenêtré, un vacuome interne

et un vacuome externe alvéolaires (fig. 16). C'est P. DANGEARD (1930) qui a le premier décrit ce dernier, puis montré (1932) qu'il forme seul le plastidome des zoospores, lors de la sporulation. P.-A. DANGEARD en a aussi donné récemment une description, avec une interprétation différente de la nôtre. Contrairement à ce que disent ces auteurs, on voit sur nos figures que les vacuoles externes, bien que généralement petites et à contenu très concentré, peuvent devenir aussi aqueuses et aussi volumineuses que les autres, par un mécanisme qui sera décrit plus loin.

B. La disposition alvéolaire ou « spumeuse » se trouve aussi réalisée chez les espèces dont le cytoplasme est disposé, dans chaque cellule, en une ou plusieurs masses axiales, logeant le noyau et les masses pyrénifères du plastidome, et une couche pariétale, reliées l'une à l'autre par un système plus ou moins complexe de travées et de tractus. C'est alors les alvéoles délimitées par ces travées et ces tractus qui constituent les vacuoles.

On comprend aisément que ce second cas de vacuome alvéolaire s'accorde avec les types archéoplastidiés à masses pyrénifères en position médiane. Mais il ne faut pas croire qu'il soit commandé par la disposition du chromatophore. On le trouve en effet réalisé chez les *Eremosphæra*, qui ont des plastes distincts, et chez *Tetralepharis globulosa*, où seule la présence d'un pyrénioïde auprès du noyau, dans la masse centrale du protoplasme, témoigne de l'existence d'un plastidome incolore.

C'est à ce type de vacuome alvéolaire que se rattachent les espèces unicellulaires à masse pyrénifère médiane, quand elles ne réalisent pas le type aggrégé (*Platymonas tetrathele*, fig. 5), et les formes amphipyrènes à vacuoles bien développées, comme les Conjuguées. Ces dernières conservent cette disposition même lorsque, comme chez les Spirogyres, les masses pyrénifères axiales ont complètement disparu; le cytoplasme central ne loge alors que le noyau.

C. Enfin, c'est aussi un type alvéolaire de vacuome qui est réalisé chez les Ulvacées, où quelques grandes vacuoles séparées par de minces travées cytoplasmiques partant généralement de la zone périnucléaire occupent la plus grande partie du volume cellulaire.

4°) *Le type continu.*

Dans plusieurs cas enfin, la partie essentielle du vacuome est représentée par une très grande vacuole unique, non cloisonnée par des travées cytoplasmiques, qui occupe toute la partie axiale du corps cellulaire. Le cytoplasme est alors réduit à sa partie pariétale, qui loge tout le plastidome, le chondriome, et les noyaux, et peut contenir quelques petites vacuoles accessoires.

Ce dernier type peut dériver du type à vacuoles polaires. Lorsque le noyau devient pleural, comme chez les *Microspora* de la pl. 17, le pont cytoplasmique équatorial peut en effet se réduire à une mince travée cytoplasmique. Celle-ci disparaissant, le vacuome devient continu, comme dans les grandes cellules des axes du thalle des *Draparnaldia*, et chez les grosses espèces des g. *Edogonium* (*a* et *h*, en haut, pl. 16) et *Bulbochate*. On remarquera que c'est dans des cellules à grand diamètre que la position pleurale du noyau entraîne la disparition complète du pont équatorial.

Le type continu peut aussi dériver du type alvéolaire, par disparition des travées intervacuolaires, comme nous l'a montré l'étude de *Spongomorpha lanosa*. C'est de la sorte que le vacuome des articles de diverses Siphonocladiales et du thalle non cloisonné des Siphonales filamenteuses est souvent continu (*Bryopsis*, *Codium*, *Vaucheria*). Chez les Vauchéries, le vacuome est souvent cloisonné en vacuoles alvéolaires dans les parties jeunes du thalle, près du sommet des rameaux; il devient progressivement continu dans les parties plus âgées, et il y aurait en outre, selon P. DANGEARD (1930) des petites vacuoles accessoires entraînées par les courants cytoplasmiques dans le cytoplasme pariétal.

II.

LE SUC VACUOLAIRE ET SES INCLUSIONS.

Le suc vacuolaire des Chlorophycées absorbe vitalement le rouge neutre et le bleu de crésyle, parce qu'il contient des colloïdes métachromatiques. Avec ces colorants, il prend presque toujours une teinte métachromatique, et cela paraît indiquer, comme nous allons le voir, qu'il est alcalin. De plus, les vacuoles sont turgescentes, à cause des

cristalloïdes qu'elles renferment en dissolution. D'autre part, le suc vacuolaire peut renfermer des inclusions de divers types, dont je ferai plus loin l'inventaire, en les classant, d'après leur aspect, en inclusions sphéroïdales, inclusions bourgeonnantes et inclusions sableuses. Enfin, toutes les vacuoles peuvent n'être pas identiques entre elles, et, par leur aspect et la nature de leur contenu, il peut y avoir des vacuoles spécialisées.

1°) *Le suc vacuolaire proprement dit et sa coloration vitale.*

A. Les *colorations vitales* au rouge neutre et au bleu de crésyle suffisent à montrer que le suc vacuolaire des Algues vertes renferme des *colloïdes métachromatiques*. Elles indiquent aussi probablement qu'il est *alcalin*, comme l'a soutenu P. DANGEARD en 1923 dans le cas des plantes supérieures.

a) Ces colorations vitales sont toujours possibles, à la condition que le bain colorant soit neutre ou légèrement alcalin. Nous verrons en effet plus loin, et j'ai déjà montré en 1933, que la perméabilité du cytoplasme aux colorants vitaux basiques comme le rouge neutre et le bleu de crésyle dépend de sa polarisation électrique, elle-même commandée par le pH du milieu ambiant et du contenu des inclusions colorables (vacuoles ou autres éléments de la cellule).

b) Les colorations s'accompagnent très souvent, chez la plupart des Chlorophyccées, de l'apparition dans les vacuoles de globules colorés, auxquels P.-A. DANGEARD a donné le nom d'*endochromidies*, que nous conserverons. La formation d'endochromidies globuleuses résulte évidemment de la floculation de certains constituants de suc vacuolaire par suite de leur combinaison ou de leur association physico-chimique avec les colorants. Ces constituants sont les colloïdes métachromatiques.

Dans certains cas, notamment chez *Platymonas*, certains *Stigeolonium*, les *Edogonium*, etc... ont pu obtenir la précipitation de ces colloïdes sous forme de globules en traitant les cellules par l'alcool, le formol ou le sublimé, puis obtenir la coloration post-vitale des globules ainsi formés. La réalité des colloïdes métachromatiques ne saurait donc être mise en doute.

D'ailleurs, plus le contenu des vacuoles paraît épais et visqueux, c'est-à-dire riche en colloïdes, et plus il est facilement et intensément colorable. Nous arrivons ainsi à la notion importante que la pénétration d'un colorant vital dans une inclusion de la cellule ne dépend pas seulement de la perméabilité du cytoplasme, mais aussi de la présence, dans cette inclusion, de substances ayant une affinité spéciale pour le colorant.

c) La métachromasie (coloration en rouge plus ou moins orangé) du suc vacuolaire vis-à-vis du rouge neutre semble indiquer qu'il est légèrement alcalin. En milieu aqueux non colloïdal, le rouge neutre en solution est en effet rouge

pour $\text{pH} < 6,5$ et jaune pour $\text{pH} > 7,8$; une teinte orangée indique un pH intermédiaire, plus voisin de 7,8 que de 6,5. On peut toutefois se demander s'il en va de même en milieu colloïdal.

La métachromasie (coloration en violet pourpre) vis-à-vis du bleu de crésyle paraît confirmer à la fois le caractère colloïdal et l'alcalinité du suc vacuolaire. En solution aqueuse simple, le bleu de crésyle est en effet bleu, et ne présente aucun virage net pour un pH compatible avec la vie des cellules. Adsorbé par une surface ou par un colloïde, il est au contraire violet, pourvu que la réaction du milieu, dont dépend l'état d'adsorption, ne soit pas acide. On peut le montrer à l'aide des observations suivantes :

1) Un grain de bleu de crésyle étant jeté sur l'eau s'entoure immédiatement d'une auréole *violette* de colorant dissous et *adsorbé par la surface*, tandis qu'au dessous descend vers le fond du vase une traînée *bleue* de colorant dissous et *non adsorbé*.

2) Quand on vide un tube de verre plein d'une solution de bleu de crésyle, le colorant qui reste *adsorbé* par le verre forme une couche *violette*.

3) Un morceau de gélose placé dans une solution de bleu de crésyle se colore en *violet*, le colorant étant *adsorbé* par le colloïde. Il vire au bleu, puis laisse diffuser le colorant si on le transporte dans de l'eau légèrement acidulée, tandis qu'il reste coloré en violet dans l'eau neutre ou alcaline.

4) Si on fait dissoudre du savon (solution colloïdale) dans une solution bleue de bleu de crésyle, on la voit bientôt virer au *violet pourpre*; ultérieurement, la quantité de savon dissous augmentant, elle vire au bleu-vert. Ces virages dépendent de l'adsorption par le colloïde, et de la réaction du milieu, car en acidifiant la solution bleu-vert, on la voit repasser au *violet pourpre*, et la solution *violet pourpre* au bleu primitif. Le savon est en effet non seulement colloïdal, mais aussi alcalin. La teinte *violet-pourpre*, très semblable à celle que prend le suc vacuolaire, s'obtient pour un pH égal ou un peu supérieure à 8.

Par analogie, on peut donc émettre l'hypothèse que le suc vacuolaire est également colloïdal, avec un pH voisin de 8.

B. L'étude de l'*arphyrie*, entre lame et lamelle, des cellules d'Algues vertes colorées vitalement, paraît confirmer la *réaction alcaline du suc vacuolaire*. Elle donne en outre une idée du *potentiel d'oxydo-réduction du contenu cellulaire*.

J'ai expérimenté sur des *Hormidium*, des *Stigeoclonium* et des *Cœdogones*. Le vacuome de ces Algues étant coloré vitalement ne se décolore, quand on les remplace dans de l'eau pure et aérée, qu'avec une extrême lenteur. Au contraire, dans le cas d'une coloration au bleu de crésyle, entre lame et lamelle on voit bientôt la coloration se modifier et même disparaître. C'est que, dans ces conditions, les cellules ne tardent pas à être asphyxiées. La coloration demeure en effet très longtemps inchangée si l'eau dans laquelle sont examinées les cellules a été au préalable additionnée d'un peu d'eau oxygénée; elle reprend

ses caractères et son intensité primitifs si on aère les cellules, soit en soulevant la lamelle, soit en faisant circuler de l'eau aérée dans la préparation. Il est remarquable que la fonction chlorophyllienne, entre lame et lamelle, soit assez peu active pour ne pas empêcher l'asphyxie, car celle-ci se manifeste aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité; c'est tout au plus si on peut remarquer parfois que les cellules les plus vertes résistent plus longtemps que les autres aux effets du milieu confiné.

Les phénomènes observés, surtout faciles à suivre chez les *Hormidium*, sont de deux sortes.

1) La couleur du vacuome et des endochromidies vire du violet pourpre au bleu, et les endochromidies disparaissent, parce que le vacuome s'acidifie au cours de l'asphyxie (1). Ces phénomènes sont en effet exactement comparables au virage et à la décoloration de la gélose au milieu acide, décrits plus haut. *Tout se passe donc comme si la coloration violette dépendait d'une adsorption par les colloïdes métachromatiques, en milieu alcalin.*

Il est remarquable que le colorant, bien qu'il cesse d'être adsorbé par les colloïdes, ou du moins que son état d'adsorption devienne plus lâche, ne sorte pas de la cellule. C'est que l'acidité même que prend le suc vacuolaire, en agissant sur la polarisation électrique, donc sur la perméabilité du cytoplasme, s'oppose à cette sortie. Le colorant ne peut pas plus sortir d'une vacuole acide qu'il ne peut pénétrer dans la cellule quand le pH du bain est trop bas.

2) En même temps, si l'asphyxie est assez complète, suc vacuolaire et endochromidies se décolorent complètement, par transformation du colorant en leucodérivé. Ce leucodérivé demeure dans les vacuoles, qui se recolorent dès que l'asphyxie cesse.

Cette décoloration peut être assez rapide pour empêcher l'observation du virage au bleu. Augmentation du pouvoir réducteur et acidification sont donc, au niveau du contenu vacuolaire (je ne parle pas du cytoplasme lui-même) deux phénomènes relativement indépendants, qui se manifestent inégalement vite selon les cas.

A $\text{pH} = 8$, la transformation du bleu de crésyle en son leucodérivé se produit quand le rH tombe au-dessous de 16 environ. *Le rH intracellulaire ne doit donc pas être beaucoup supérieur à 16*; cela est d'accord avec l'opinion de la plupart des auteurs, qui le fixent aux alentours de 19 ou 20.

Je n'ai par contre jamais observé la décoloration du rouge neutre dans les vacuoles. Il faudrait en effet que le rH descendît au-dessous de 3 ou 4 pour qu'elle se produise.

C. La coloration vitale du vacuome dépend d'un *équilibre physico-chimique* entre son contenu avide de colorants, et le milieu, la *perméabilité sélective du cytoplasme* intervenant dans cet équilibre.

(1) L'acidification au cours de l'asphyxie a été étudiée chez les Spirogyres par LAPICQUE et KERMORGAND (1923).

On sait en effet que des cellules colorées vitalement, puis placées dans une grande quantité d'eau, se décolorent peu à peu. La coloration du vacuome dépend donc d'un coefficient de partage du colorant entre le suc vacuolaire et le milieu ambiant, coefficient très favorable au premier.

D'autre part, quand on colore des Algues vertes à l'aide de mélanges de rouge neutre et de bleu de crésyle on constate, autant qu'on en peut juger par la teinte que prennent les vacuoles, que chaque colorant y pénètre au prorata de sa concentration dans le bain. On retrouve ici une nouvelle application au cas des colorations vitales de la loi d'action de masse, et on en peut conclure que les colloïdes vacuolaires ont une affinité du même ordre de grandeur pour le rouge neutre que pour le bleu de crésyle.

Enfin, en portant dans une solution de l'un de ces colorants des Algues colorées d'abord avec l'autre, on assiste, toujours en harmonie avec la loi d'action de masses, au déplacement du second par le premier.

Ces faits confirment l'existence dans le suc vacuolaire de constituants ayant une affinité particulière pour les colorants vitaux basiques. La partie colorée de la molécule de ceux-ci étant un cation, on peut supposer que, dans les conditions de pH normalement réalisées dans le vacuome, ces constituants sont des colloïdes électro-négatifs.

La perméabilité sélective du cytoplasme intervient, comme nous l'avons vu plus haut, pour empêcher la pénétration du colorant à partir d'un bain acide, ou sa sortie des vacuoles acidifiées par l'asphyxie. Comme je l'ai montré en 1933, c'est une perméabilité *polarisée* : à partir d'une certaine différence de pH, les colorants vitaux ne traversent pas le cytoplasme pour aller d'un milieu acide dans un milieu moins acide ou alcalin, tandis qu'ils peuvent toujours passer d'un milieu alcalin dans un milieu moins alcalin ou acide. Une telle perméabilité est un rapport avec la polarisation des molécules ou des micelles bipolaires qui constituent, selon H. Devaux et d'autres auteurs, le cytoplasme.

Notons d'ailleurs ici que c'est bien sur le cytoplasme qu'agit l'acidité du milieu, pour empêcher la pénétration des colorants, et non sur le contenu des vacuoles ; des algues étant colorées au rouge neutre ou au bleu de crésyle, puis transportées en milieu acide, on constate en effet que la teinte des vacuoles demeure métachromatique, ce qui prouve que leur pH n'est pas modifié par celui du milieu. La perméabilité sélective, ici comme toujours, assure la constance des propriétés du milieu cellulaire interne.

D. Les vacuoles perdent leur métachromasie quand elles se chargent de *tannoïdes* acides, et cela est une nouvelle confirmation du rapport probable entre métachromasie et alcalinité du suc vacuolaire.

P. DANGEARD (1923) a déjà établi ce fait dans le cas des cellules méristématiques des plantes supérieures, et en a tiré les conclusions qu'il comporte.

Chez les Algues vertes, on peut citer les exemples suivants :

1) *Conjuguées*. — Chez les *Mougeotia*, les *Zygnema* et les *Zygogonium*, les tannoïdes sont contenus dans des inclusions cytoplasmiques spéciales, sur lesquelles nous reviendrons ; le vacuome est métachromatique et ses colorations vitales tout à fait typiques. Chez les *Spirogyres* au contraire, le suc vacuolaire

est tannifère (VAN WISSELINGH (1910), MANGENOT (1929) ; sous l'action du bichromate de potase il s'y forme un précipité caractéristique ; il n'y a pas d'inclusions tannoïdes spéciales. Or, vis-à-vis du rouge neutre et du bleu de crésyle, ce suc n'est pas métachromatique. De plus, les colorations vitales y prennent un aspect très particulier ; elles consistent essentiellement en la précipitation des tannoïdes, combinés aux colorants, sous forme d'un précipité ayant même aspect que celui que donne le bichromate ; la présence des colloïdes métachromatiques ne se manifeste plus par la formation de véritables endochromidies typiques. Donc : 1) l'acidification due à la présence de tannoïdes abondants fait disparaître la métachromasie, comme celle qui résulte de l'asphyxie ; 2) comme cette dernière, elle s'oppose à la combinaison des colloïdes métachromatiques aux colorants basiques sous forme d'endochromidies, de sorte que ce sont les tannoïdes, et non ces colloïdes, qui absorbent les colorants vitaux.

2) *Cladophoracées*. — Le suc vacuolaire des *Rhizoclonium* est souvent coloré par le bleu de crésyle en bleu à peine violacé. Cette quasi absence de métachromasie dépend de la présence d'une petite quantité de tannoïdes, qui rendent les vacuoles osmioréductrices, et que le bichromate fait précipiter sous forme de petites masses brunes clairsemées.

3) *Ædogoniacées*. — Le suc vacuolaire de quelques *Ædogones* (*Æ. Donnellii* notamment) est également, dans beaucoup de cellules, peu métachromatique, parce qu'il renferme des tannoïdes. Ceux-ci rendent les vacuoles osmioréductrices, noircissent quand du perchlorure de fer pénètre dans les cellules, précipitent sous forme de globules bruns, irréguliers et épars, sous l'action du bichromate, et donnent avec l'ammoniaque un précipité granuleux roussâtre, plus dense que le suc vacuolaire, et fort peu soluble dans l'alcool. Peu abondants dans les cellules initiales (cellules à calottes), ces tannoïdes se forment dans les cellules à gaine à mesure qu'elles vieillissent.

4) *Ulvacées*. — Une très petite quantité de tannoïdes, insuffisante pour faire disparaître la métachromasie, paraît enfin exister dans le vacuome des Ulves, où l'acide osmique et le bichromate les précipitent (k, pl. 9).

E. En résumé, tout semble se passer comme si le vacuome des *Chlorophycées* était normalement alcalin, et contenait des colloïdes qui, en milieu alcalin, absorbent les colorants vitaux basiques, prenant avec eux une teinte métachromatique. L'asphyxie et la présence de tannoïdes abondants acidifient le vacuome et font disparaître absorption et métachromasie, mais les tannoïdes à leur tour s'unissent aux colorants vitaux basiques, qui peuvent les faire précipiter. Le passage de ces colorants à travers le cytoplasme dépend en outre de la polarisation des molécules ou des micelles de celui-ci et de la perméabilité sélectaire qui en résulte,

2°) Les colloïdes métachromatiques.

Le terme de colloïdes métachromatiques recouvre plusieurs substances différentes, comme le montrent les faits suivants.

A. *Distinction des colloïdes floculables par le bleu de crésyle, et des colloïdes non floculables.*

a) Chez le *Microspora* de la fig. 15 et dans la cellule de *Rhizoclonium* représentée en a, fig. 16, certaines vacuoles ont leur suc entièrement coloré par le colorant vital, et ne renferment pas d'endochromidies, tandis que les autres contiennent des endochromidies dans un suc incolore. Chez de telles espèces, c'est donc la totalité des colloïdes métachromatiques qui, le cas échéant, flocule sous l'action des colorants vitaux. Leurs vacuoles ne renferment que des colloïdes floculables.

b) Dans d'autres cas, les colorations vitales au bleu de crésyle (le rouge neutre convient beaucoup moins bien) permettent au contraire de distinguer des colloïdes floculables et des colloïdes non floculables, qui peuvent coexister dans la même vacuole.

1) Soit d'abord le *Stigeoclonium* de la pl. 7 (fig. p à v) coloré au bleu de crésyle. Dans les poils hyalins, les colloïdes floculables sont rares : c'est à peine s'il y a quelques petites endochromidies ; les colloïdes non floculables sont abondants : le suc vacuolaire est intensément coloré en violet pourpre. Dans les cellules chlorophylliennes ordinaires, au contraire, les colloïdes floculables sont abondants (nombreuses et belles endochromidies), tandis qu'il y a fort peu de colloïdes non floculables (suc vacuolaire presque incolore). Dans la zone intermédiaire, à la base des poils, les deux sortes de colloïdes coexistent et sont abondants : dans un suc coloré comme celui des poils, il y a autant de belles endochromidies que dans les cellules chlorophylliennes (p. et r, pl. 7). Il en est de même dans les rhizoïdes (q, pl. 7) et dans les ébauches des jeunes rameaux (s, même pl.). La distinction et la coexistence possible des deux sortes de colloïdes est ainsi clairement établie.

2) L'*Edogonium* de la fig. h, pl. 16, conduit au même résultat. Dans chaque segment du thalle, la coloration au bleu de crésyle montre que la cellule à calottes a un vacuome assez riche en colloïdes non floculables, que cette richesse est plus grande dans les deux cellules à gaine sous-jacentes, qui sont les plus jeunes du segment, et qu'à partir de là elle décroît jusqu'à zéro quand on étudie des cellules à gaine de plus en plus âgées. La distribution des colloïdes floculables, révélée par celle des endochromidies, est au contraire capricieuse (bien plus encore que ne le laisse supposer le dessin), preuve que ces deux catégories de constituants vacuolaires sont bien distinctes.

On remarquera que, dans les deux cas, les cellules les plus riches en colloïdes non floculables sont les moins riches en chlorophylle. La cellule à calottes et les cellules sous-jacentes de l'*Œdogone* étaient en effet beaucoup moins vertes que les autres, de même que les poils du *Stigeoclonium*. De plus, il s'agit de cellules jeunes, ou en voie de croissance et d'élongation.

Le rouge neutre est bien moins apte que le bleu de crésyle à mettre ces faits en évidence à cause de la redissolution dans le suc vacuolaire des endochromidies formées sous son action, qui se produit chez les Algues exactement telle qu'elle a été décrite par GUILLIERMOND chez les plantes supérieures.

B. Différences entre les colloïdes floculables des diverses espèces d'Algues vertes.

D'autre part, d'une espèce à l'autre, les colloïdes floculables ne sont pas identiques.

a) Ces colloïdes donnent les réactions de la métachromatine proprement dite ou *volutine*, chez les Volvocales (*Platymonas*), les Chætophorales (*Stigeoclonium*) et les Œdogoniales (*Œdogonium*).

On peut en effet mettre en évidence de la volutine dans la vacuome de ces Algues, à l'aide des réactions classiques (réactions de MEYER avec le bleu de méthylène et l'acide sulfurique, ou coloration au bleu polychrome après fixation à l'alcool, au formol, ou au sublimé, etc...) et de plus montrer qu'il n'y a de volutine en quantité décelable par ces moyens que dans les vacuoles qui donnent de belles endochromidies avec le bleu de crésyle. Chez les *Hormidium*, où la formation d'endochromidies est rare, les réactions de la métachromatine ne donnent généralement rien de net.

Sous l'action des vapeurs d'acide osmique, les colloïdes métachromatiques des Œdogones, même chez les espèces non tannifères (*Œ. bohemicum*), peuvent floculer sous forme de globules brun noir, souvent entourés d'un mince cortex incolore.

b) Chez les Cladophoracées (*Rhizoclonium* de la fig. 16, p. 135), il s'agit de substances déjà passablement différentes. Les endochromidies ont un aspect très spécial (*a* et *f*, fig. 16) : grappes de petits granules violacés ou bleus, se transformant en globules irréguliers, qui arrivent finalement à prendre des aspects déliquescents très remarquables. Coagulés par fixation au formol, les colloïdes qui donnent ces endochromidies peuvent être colorés en rouge par le rouge de ruthénium, en violet non pourpré (métachromasie faible) et virant au bleu lors du montage au baume par le bleu polychrome, et en bleu violacé, souvent peu net, par l'hémalum. La safranine formolée les colore intensément en rouge, et la réaction de Meyer, appliquée à des thalles vivants, les laisse bien colorés. Ils ont donc des propriétés voisines de celles de la volutine, sans lui être absolument assimilables.

c) Enfin, les colloïdes floculables des Ulvacées ont des caractères encore

plus spéciaux. Avec le bleu de crésyle, on voit d'abord se colorer le suc vacuolaire, puis y flocculer des endochromidies globuleuses, violettes, qui presque aussitôt se transforment en bouquets ou en oursins d'aiguilles cristallines de même couleur (*g* et *h*, pl. 9, *e* et *f*, pl. 16). Le rouge neutre donne des résultats analogues: d'abord des endochromidies globuleuses, manifestement plastiques, car elles s'aplatissent contre les inclusions vacuolaires auxquelles elles s'accroient (*i*, pl. 9), se transformant bientôt en faisceaux d'aiguilles (*j*, même pl.).

Une telle cristallisation des endochromidies se retrouve chez les Phéophycées et beaucoup d'Algues rouges. MANGENOT (1928) a soutenu que les endochromidies métachromatiques en bouquets d'aiguilles, formées sous l'action du bleu de crésyle, révélaient la présence d'iodure dans le vacuome. Cette conclusion ne s'applique certainement pas aux Ulvacées, où j'ai pu constater, grâce au concours de E. CHEMIN, que les iodures font totalement défaut.

Les colloïdes métachromatiques ne sont pas les seuls que renferme le suc vacuolaire, qui est très complexe. Chez les Ulves (*e*, pl. 10) en même temps que des endochromidies on voit souvent flocculer un colloïde mucilagineux incolore, qui les enrobe. Nous avons déjà rencontré les tannoides. Chez le *Stigeoclonium* des fig. *p.* à *v*, pl. 7, la solution iodo-iodurée faisait précipiter dans les vacuoles (surtout dans les poils) des bâtonnets cristallins parfois très abondants, colorés en bleu sombre. C'est encore la présence de constituants indépendants des colloïdes métachromatiques que va nous révéler l'étude des inclusions vacuolaires.

3°) Les inclusions sphéroïdales du vacuome.

A. Des inclusions sphéroïdales incolores, souvent volumineuses, peuvent s'observer dans le vacuome de beaucoup d'Algues vertes.

a) *Volvocales*. — Selon VOLKONSKY (1930) chacune des petites vacuoles des *Polytoma* peut renfermer un globule de nature protéique, non colorable par le rouge neutre, qui occupe la plus grande partie de sa cavité. J'ai trouvé des globules semblables dans les vacuoles des *Asterococcus* de la pl. 1, fig. *o* et *p*, où ils présentaient en outre la particularité de porter, accolés à leur surface, des granules réfringents oblongs. Les vacuoles des *Tetraspora* sont en général complètement remplies par des globules semblables, également porteurs de granules réfringents (*a*, pl. 1). Comme il n'y a pas de suc vacuolaire autour, les colloïdes métachromatiques sont, cette fois, mélangés à

la substance des globules, et ceux-ci prennent les colorants vitaux. Les vacuoles qu'ils remplissent se gonflent, puis s'unissent entre elles quand la cellule s'altère et laisse affluer l'eau (*c*, *d* et *e*, pl. 1), mais les colloïdes métachromatiques n'y diffusent pas, bien que les globules soient altérés. On retrouve de pareilles inclusions dans le vacuome des zoospores (*n*, pl. 1).

b) Ulotrichales. — Des inclusions globuleuses ont été décrites par KLERCKER (1896), qui y voit une réserve nutritive, dans les vacuoles polaires des *Hormidium*. Elles se forment quand les cellules cessent de croître et de se multiplier, mais continuent à se nourrir et à assimiler. D'autre part, les vacuoles d'*Uronema conferricola* peuvent contenir de belles inclusions sphéroïdales, colorables vitalement en violet pourpre par le bleu de crésyle.

c) Chætophorales. — Également observées par KLERCKER, les inclusions sphéroïdales du vacuome des Chætophorales sont souvent très volumineuses et bien développées chez les *Stigeoclonium* (*a* à *j*, pl. 7), et les *Draparnaldia* (*b*, pl. 4, *b* et *d*, pl. 6, *l* à *o*, pl. 7). J'en ai aussi observé chez des *Chætophora*.

Ce sont généralement des globules semi-liquides, auxquels la tension superficielle impose une forme sphérique, et qui se fusionnent entre eux quand ils se rencontrent au hasard de l'agitation brownienne (*c*, pl. 7). Mais il s'en faut que leur fluidité soit parfaite, et certains peuvent conserver longtemps une forme allongée ou irrégulière (*b*, pl. 7, en bas). En s'altérant, ils peuvent prendre des aspects complexes, sur lesquels nous reviendrons.

On suit leur formation dans les plantules de *Stigeoclonium protensum*, sur la fig. 11; en *e*, chaque vacuole renferme seulement un très petit globule, qui grossira ensuite jusqu'à la remplir presque complètement. Chez les *Draparnaldia* (*l* à *o*, pl. 7) il se forme souvent plusieurs petits globules dans chaque vacuole; en grossissant, ils se rencontrent et se fusionnent en un seul. La formation de plusieurs globules devient la règle chez les *Stigeoclonium* adultes, et on voit en *b*, fig. 11, que dans certaines cellules ils peuvent demeurer longtemps petits et séparés, tandis que dans d'autres leur croissance et leur fusion donnent des globules très volumineux.

d) Ulvales. — Non moins beaux sont les globules vacuolaires des Entéromorphes et des Ulves, tels qu'on les voit en *e*, pl. 8, sur plusieurs figures de la pl. 9, en *e* et *h*, pl. 10, et en *a*, fig. 10. Ici

encore, ce sont des globules semi-liquides, qui peuvent se fusionner entre eux (c, pl. 9) et qui ont une viscosité assez grande, dont témoigne la relative lenteur de cette fusion. Chaque vacuole peut en renfermer un seul, très gros, ou un grand nombre de petits (a et b, pl. 9), et ils sont formés d'une substance plus dense que le suc vacuolaire (a, pl. 9). Solubles dans l'eau de mer, ils sont d'une extrême labilité : à la mort de la cellule, ils disparaissent instantanément, tantôt sans laisser trace, tantôt en faisant place à des corps cristallins d'aspect variable (d, e et f, pl. 9). Ces corps sont distincts des colloïdes métachromatiques, et d'ailleurs non colorables par le rouge neutre ou le bleu de crésyle; comme ils commencent à se former avant que les globules aient complètement disparu, ils ne représentent pas simplement un état cristallin de la substance de ceux-ci, mais sans doute le résultat d'une combinaison de cette substance avec d'autres corps présents dans le vacuome à ce moment.

e) *Microsporaes*. — Enfin, tandis que les vacuoles du *Microspora* de la pl. 17 renfermaient tout au plus quelques cristaux incolores, celles de l'espèce de la pl. 18 étaient pourvues de belles inclusions sphéroïdales, semblables aux précédentes, et qu'on retrouvait même dans les zoospores. Ces inclusions pouvaient coexister avec des corps cristallins allongés en baguettes, tantôt libres dans le suc vacuolaire (fig. d) et tantôt accolés à la surface des globules (fig. g). C'est surtout les filaments en voie de sporulation qui étaient pourvus de sphéroïdes vacuolaires.

B. *Les inclusions sphéroïdales du vacuome n'ont pas les mêmes propriétés chez toutes les espèces*. Leur composition chimique est certainement complexe; la présence de *protides* paraît presque certaine, bien qu'elle n'ait pu être absolument démontrée; celle de *mucilages glucidiques* n'est pas impossible. Par contre ils ne sont ni lipidiques, ni tannifères.

a) Notons d'abord que *certaines globules vacuolaires sont simplement formés de volutine*, flocculée spontanément.

De tels sphéroïdes vacuolaires sont colorés vitalement par le rouge neutre et le bleu de crésyle, avec métachromasie; ils donnent les réactions classiques de la volutine, et ne diffèrent pas des globules de volutine que fait précipiter, chez les mêmes espèces, l'alcool ou le formol. Tel est le cas des globules du *Stigcolonium* de la fig. t, pl. 7, qui n'existaient que dans certains filaments à membranes celluloso-pectiques épaisses, et à cloisons transversales pourvues de ponctuations, et ceux de certains thalles de *Stigoclonium protensum* (k, pl. 7).

b) Chez les *Polytoma*, VOLKONSKY a démontré que les *sphéroïdes vacuolaires sont protidiques*.

c) Chez les autres espèces, on peut d'abord affirmer que les *globules vacuolaires ne sont pas lipidiques, ni tannifères*.

Ils sont en effet moins réfringents que les globules gras, ils se dissolvent complètement à la mort des cellules, et par contre ils sont insolubles dans l'alcool, le toluène, l'éther et les autres solvants des graisses et des huiles, et ils ne sont ni soudanophiles, ni osmiophiles, ni colorables par le bleu d'indophénol naissant. Ils ne donnent pas non plus les réactions classiques des tannoïdes.

d) On peut ensuite établir que les *colloïdes métachromatiques, lorsqu'ils en contiennent, ne sont pas leurs constituants essentiels*.

Les sphéroïdes vacuolaires des Ulves ne prennent pas les colorants vitaux du vacuome; ils ne contiennent donc pas de colloïdes métachromatiques.

Ceux de *Stigeoclonium tenue* ne paraissent souvent guère plus colorables; ils peuvent demeurer incolores, alors même qu'ils sont enveloppés d'endochromidies floclées dans le suc vacuolaire.

Par contre, ceux de *Stigeoclonium protensum* et des *Draparnaldia* (f et o, pl. 7) sont colorables, avec métachromasie, par le rouge neutre et le bleu de crésyle. Il en est de même de ceux des *Microspora*. Mais on peut constater qu'ils ne prennent jamais une coloration aussi intense, ni aussi métachromatique, que les endochromidies. On note d'autre part que la colorabilité du suc vacuolaire est souvent moindre, chez les *Draparnaldia*, dans les vacuoles à très gros sphéroïdes, et que, dans les plantules des *Stigeoclonium* (fig. 11) le développement même exagéré de ces inclusions, bien qu'il réduise beaucoup le volume du suc vacuolaire, n'entraîne aucune augmentation de sa concentration en colloïdes colorables. On doit donc admettre que les sphéroïdes à colloïdes métachromatiques ont emprunté ceux-ci au suc vacuolaire, et que ces colloïdes ne forment pas l'essentiel de leur substance, dans laquelle ils sont mélangés à beaucoup d'autres corps. La comparaison des *Polytoma*, des *Asterococcus* et des *Tetraspora* nous avait déjà conduits à semblable conclusion, dans le cas de ces derniers.

Les colloïdes vacuolaires inclus dans les sphéroïdes des *Draparnaldia* donnent les réactions de la volutine; ces sphéroïdes, après fixation au formol, sont en effet colorables en violet pourpre par le bleu polychrome et par l'hémalum, en violet sombre par l'hématoxyline ferrique de MALLORY, et en rouge par le rouge de ruthénium. La chose est un peu moins nette chez les *Stigeoclonium* et les *Microspora*, où ces colorations réussissent moins bien.

e) Chez les Chaetophorales et les *Microspora*, les propriétés et les affinités tinctoriales des globules vacuolaires paraissent indiquer la présence de *protides* voisins du *collagène*.

Leur substance est en effet coagulée et au moins partiellement insolubilisée par l'alcool, le formol, l'acide picrique, l'acide osmique, l'acide nitrique et le

sublimé. Chez *Stigeoclonium protensum*, l'acide nitrique et l'acide picrique font apparaître dans les globules vacuolaires des sphéroïdes animés de mouvements browniens, qui se réunissent ensuite en une masse de coagulum réfringent, souvent creusé de cavités, tandis que le sphéroïde proprement dit disparaît. Le sublimé conserve au contraire le sphéroïde, mais y fait apparaître des granules réfringents.

D'autre part, après fixation par ces réactifs, les globules vacuolaires se colorent par l'éosine, le vert lumière et le bleu coton. Ils peuvent être imprégnés par le tannin ou le ferrocyanure de potassium, et sont ensuite colorés en noir ou en bleu par le perchlorure de fer.

Enfin, j'ai obtenu leur coloration par la ninhydrine, non pas aussi belle ni aussi constante que je l'aurais désiré, mais du moins comparable à celle que prenaient les pyrénoides.

Par contre, le vert acide J.E.E.E., réactif des protides, ne les colore pas, et je n'ai pu obtenir les réactions xantho-protéique, de Millon, et du biuret. Un doute reste donc permis quant à leur nature chimique, d'autant que la plupart de leurs propriétés pourraient aussi bien être celles de glucides mucilagineux, que même la coloration par l'éosine et le vert lumière sont des propriétés de certaines membranes (celles des Ulves et des akinètes de Tribonèmes notamment), donc peuvent dépendre d'hydrates de carbone, et que les globules vacuolaires sont colorés comme des mucilages cellulotiques, en milieu alcalin, par le rouge Congo, le pourpre de Hesse et la benzoazurine 3 G. Toutefois, notons qu'ils ne sont pas cellulotiques, puisse le chloro-iodure de zinc les faire disparaître sans les colorer.

f) Chez les Ulves, les sphéroïdes vacuolaires, *extrêmement labiles*, ne peuvent être insolubilisés complètement ni colorés par aucun réactif; leur nature demeure donc inconnue. Pourtant, quelques faits indiquent la possibilité d'une nature protidique.

1° D'une part on peut obtenir la coagulation et une certaine insolubilisation des globules vacuolaires des Ulves et des Entéromorphes par les moyens suivants :

L'ébullition dans l'eau douce ou l'eau de mer: les globules sont coagulés et vésiculisés, mais non dissous.

L'action des acides: les globules ne sont pas détruits dans l'acide acétique glacial, ou étendu de son volume d'eau; l'acide chlorhydrique et l'acide sulfurique les coagulent et les vésiculisent, puis dissolvent le coagulum; par contre l'acide nitrique les dissout sans qu'on puisse constater de coagulation préalable.

L'action du formol, dans certaines conditions de concentration ou de salinité du bain fixateur: le formol à 10 % dans l'eau distillée est sans effet; à 15 %, ou à 10 % dans l'eau de mer, il produit au contraire une certaine insolubilisation des globules, qui ne sont pas altérés et, par la suite, ne se dissolvent que lentement dans l'eau pure.

L'action du sublimé, qui produit une semblable insolubilisation, également sans modifier l'aspect des globules.

L'action de l'acide picrique, en dissolution dans l'eau douce, ou mieux

dans l'eau de mer; les globules sont peu à peu vésiculisés et coagulés, et résistent ensuite plus longtemps à l'action dissolvante de l'eau pure. Les fixateurs picro-acétiques (Bouin) agissent de même.

L'action du nitrate d'urane et celle d'une solution d'acide osmique à 1 %.

L'action du tannin : tandis que l'alcool fort seul est sans effet, une solution alcoolique de tannin insolubilise notablement les globules vacuolaires; une solution mixte de tannin et de formol les insolubilise aussi, mais en les altérant très fortement par coagulation.

Mais l'alcool ne les coagule ni ne les insolubilise, même à la longue, et les alcalis n'ont pas sur eux l'action dissolvante qu'ils exercent d'ordinaire sur les protides; dans l'ammoniaque, ils se vésiculisent; dans une solution de soude à 10 % ils sont simplement hydratés, et perdent leur réfringence. Ils la perdent aussi quand ils s'imprègnent de toluène.

2° D'autre part, leur formation paraît liée à la présence de nitrates dans le milieu. Les fig. *g* et *h*, pl. 10, représentent des plantules d'Ulve nées sur les parois de deux récipients identiques, dont le premier (fig. *g*) renfermait de l'eau de mer pure, et le second (fig. *h*) de l'eau de mer additionnée d'un peu de nitrate de soude et de phosphate de chaux. Dans les deux cas, ces plantules, même après plusieurs mois, sont demeurées paucicellulaires. Elles sont donc parfaitement comparables. Or, dans l'eau de mer pure, le chromatophore est bourré d'amidon, et il n'y a pas de sphéroïdes vacuolaires, tandis que c'est le contraire dans l'eau nitratée. La présence de nitrate a donc eu pour effet la transforation de l'amidon en globules vacuolaires, et on peut penser que c'est par transformation du premier en protides, bien qu'il puisse s'agir tout aussi bien de la formation, à ses dépens, de mucilages glucidiques dans les vacuoles.

3° Parmi les réactions tentées pour démontrer la nature des sphéroïdes des Ulves, une seule a donné un résultat positif : leur coloration en violet pâle par le bleu polychrome, après fixation à l'acide picrique. Les autres ont amené la destruction des sphéroïdes, ou les ont laissés incolores.

g) Enfin, l'altération spontanée, ou sous l'action des réactifs, des globules vacuolaires des Charophorales, montre que leur composition chimique est complexe.

Cette altération consiste en effet en une ségrégation de divers groupes de constituants chimiques au sein du sphéroïde d'abord homogène.

Chez les *Draparnaldia*, sans qu'aucun réactif intervienne, on peut ainsi voir se former, dans les globules vacuolaires demeurés colorables, des granules réfringents subcristallins, qui ne prennent ni le rouge neutre, ni le bleu de crésyle, et que la destruction ultérieure du globe met en liberté dans le suc vacuolaire (*n*, pl. 7).

Chez *Stigeoclonium protensum* il peut de même se former spontanément des granules dans les sphéroïdes vacuolaires (*d*, pl. 7), mais l'altération de ces sphéroïdes conduit généralement à leur ségrégation en deux parties, qui prennent

l'une et l'autre les colorants vitaux: d'une part un système de tractus mucilagineux rayonnant dans la vacuole, d'autre part des globules, souvent vésiculeux, formant un amas autour duquel rayonnent les tractus précédents (*h*, et *i* pl. 7).

C. Ainsi complexe, et probablement toujours au moins en partie protidique, la substance des sphéroïdes vacuolaires paraît constituer une réserve nutritive.

Telle est l'opinion de VOLKONSKY, à propos des *Polytoma*, et de KLERCKER, à propos des *Hormidium*. Nos observations confirment les conclusions de ces auteurs. En effet :

a) Chez les Ulvacées, les globules vacuolaires paraissent se former aux dépens de l'amidon, quand cesse toute croissance et toute activité des cellules.

Nous les avons vus en effet se former aux dépens de l'amidon, dans les plantules qui vivaient dans l'eau de mer nitratée, et nous avons noté que ces plantules demeuraient paucicellulaires, et que leur croissance était arrêtée. En l'absence de nitrates, les réserves nutritives étaient constituées par de l'amidon: grâce aux nitrates, elles étaient transformées en globules vacuolaires, protidiques ou non, sans pour cela être utilisées, puisque aucune croissance ne s'ensuivait.

D'autre part, en conservant des Ulves et des Enteromorphes dans de l'eau de mer pure, au laboratoire, en milieu froid et peu éclairé, en novembre, j'ai vu, simultanément chez les deux espèces, en trois semaines, l'amidon disparaître et des sphéroïdes vacuolaires se former. Ici encore, le froid s'étant opposé à leur utilisation, les réserves amylacées ont donné naissance, en disparaissant, à des sphéroïdes.

b) Chez *Stigeoclonium protensum*, dans le thalle adulte, les globules vacuolaires sont toujours beaucoup plus développés dans les cellules dont la croissance est arrêtée. Ils disparaissent lorsque l'activité de ces cellules se manifeste à nouveau.

Le thalle est en effet formé de deux sortes de cellules, qui alternent par groupes; d'une part des cellules nodales, qui portent les rameaux latéraux, et qui demeurent courtes; elles contiennent de gros sphéroïdes vacuolaires; d'autre part des cellules internodales, dépourvues de rameaux, mais qui s'allongent beaucoup, et dans lesquelles les inclusions vacuolaires sont beaucoup moins développées (*a*, *b* et *c*, fig. 11). Les cellules nodales, pourvues de gros sphéroïdes, sont manifestement en repos, et leur croissance arrêtée temporairement. Or, lorsqu'elles recouvrent leur activité et se divisent, longitudinalement ou transversalement, on voit leur globules vacuolaires disparaître (*j* pl. 7).

c) De même, dans les plantules de *Stigeoclonium protensum*, les gros sphéroïdes vacuolaires ne s'observent que dans les cellules quiescentes, et ils disparaissent quand l'activité de ces cellules reprend (fig. 11).

Le thalle primaire rampant paucicellulaire et arqué, dont les cellules ne croissent plus, possède en effet de beaux sphéroïdes, qui disparaissent dans celles de ces cellules qui s'allongent et se divisent pour former les rhizoïdes.

Le thalle dressé né sur la cellule primordiale du thalle rampant est d'abord entièrement dépourvu de sphéroïdes (*d* et *e*). Sa portion terminale, dont les cellules se divisent, ou s'allongent pour former un poil; n'en acquiert jamais. Dans sa portion basale au contraire, lorsque, le thalle s'étant allongé, les cellules cessent toute croissance et toute multiplication, de très beaux globules vacuolaires se forment (*f* et *g*). Dans le zone intermédiaire, le vacuome est dépourvu de sphéroïdes, ou n'en renferme que de très petits, mais il contient à l'état dissous des colloïdes éosonophiles coagulables par le formol, dont la floculation produit des sphéroïdes typiques. La substance des sphéroïdes apparaît donc dans le suc vacuolaire des cellules dont cesse la croissance et la multiplication. Elle apparaît d'abord à l'état dissous, avant de floculer sous forme de masses mucilagineuses sphériques.

Enfin, si une des cellules de la base du thalle dressé reprend son activité, pour engendrer un rhizoïde ou un rameau latéral, ses sphéroïdes disparaissent. C'est ce qu'on constate sur la fig. 11, en *g*, où la cellule 1 du thalle dressé a engendré un rhizoïde, et en *h*, où la cellule 3 a engendré un rameau latéral. La substance des sphéroïdes est donc utilisée, comme une réserve nutritive, quand les cellules se remettent à croître et à se diviser.

d Chez les *Draparnaldia*, c'est principalement dans les cellules fortement chlorophylliennes qu'on observe de beaux sphéroïdes vacuolaires (*l* à *o*, pl. 7). Ils sont beaucoup plus rares dans les grandes cellules axiales (*b*, pl. 4), où l'assimilation chlorophyllienne est moins intense, et ne se rencontrent qu'exceptionnellement dans les cellules étiolées de rhizoïdes, où ils sont toujours relativement petits (*d*, pl. 6). Les poils hyalins n'en renferment jamais. Ils se comportent donc comme des substances de réserve dont la formation est une conséquence de la photosynthèse chlorophyllienne.

e Chez les *Microspora* de la pl. 18, nous avons déjà noté que les filaments en voie de sporulation étaient plus riches que les autres en sphéroïdes vacuolaires. Ces sphéroïdes se retrouvent dans les zoospores (*l*, pl. 18). Ils disparaissent au cours de la germination (fig. 1, p. 33). Ils se comportent donc comme une substance de réserve accumulée en vue de la reproduction. La même remarque

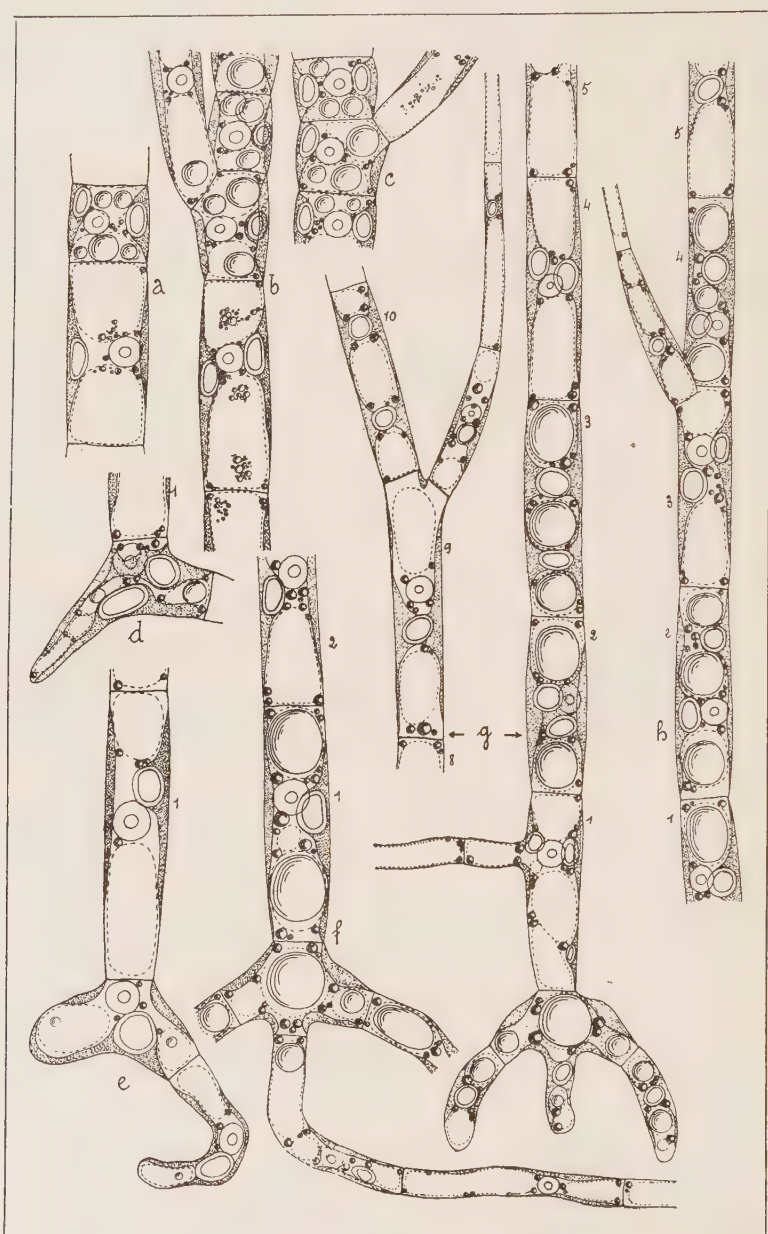


Fig. 11. — Vacuome de *Stigeoclonium protensum*, observé vitalement, sans coloration. a, b et c, thalle adulte, cellules nodales courtes à gros sphéroïdes vacuolaires, cellules internodales longues à petits sphéroïdes; d, jeune germination, sphéroïdes vacuolaires dans la cellule primordiale du thalle primaire rampant; e, jeune

peut d'ailleurs être faite à propos des *Stigeoclonium*, où les zoospores sont assez souvent pourvues de sphéroïdes vacuolaires (*d*, pl. 2).

f On remarquera enfin que les facteurs qui ralentissent la croissance et la multiplication des cellules, sans arrêter complètement leur nutrition, favorisent la formation des sphéroïdes vacuolaires. C'est le cas du froid, aussi bien en ce qui concerne les Ulves que dans le cas des *Stigeoclonium*, où les thalles récoltés l'hiver, par temps très froid, sont ceux qui possèdent les sphéroïdes les plus volumineux et les plus abondants.

Ainsi, les sphéroïdes vacuolaires font nettement figure de substances de réserve accumulées dans les vacuoles. On les comparera naturellement, étant donné leur localisation, et leur nature au moins partiellement protidique, à l'aleurone des graines des plantes à fleurs. Ils rappellent aussi beaucoup la leucosine des Chrysophycées, dont il sera parlé dans la seconde partie de ce mémoire, et qui est aussi une réserve nutritive distincte des colloïdes métachromatiques, et stockée dans le vacuome. Mais on n'oubliera pas que des sphéroïdes à peu près identiques, du moins quant à leur aspect, ont été décrits, sous le nom de « corps irisants », dans le vacuome de certaines Floridées (G. MANGENOT, 1933), et qu'on a aussi observé des sphéroïdes mucilagineux dans celui de certaines plantes à fleurs, dans l'épiderme des *Iris* par exemple (GUILLIERMOND, 1932). D'après ce que j'en ai personnellement vu, il ne paraît guère douteux que les « corps irisants » des Floridées, quand ils sont intravacuolaires, soient l'équivalent des sphéroïdes des Algues vertes. Quant aux sphéroïdes des *Iris*, on doit noter que, comme ceux des Chlorophycées, le froid paraît favoriser leur formation, sans doute en faisant passer la plante à l'état quiescent.

Notons pour finir que, d'après l'exemple des *Stigeoclonium*, il suffit qu'une cellule se divise, sans même s'accroître, pour que ses sphéroïdes vacuolaires soient utilisés comme réserve nutritive, et dispa-

germination, petits sphéroïdes en formation dans le thalle primaire rampant; *f*, germination plus avancée, gros sphéroïdes dans le thalle rampant et dans la cellule basale du thalle dressé; *g* et *h*, germinations encore plus avancées, répartition des sphéroïdes; noter leur taille, leur absence dans la partie terminale du thalle dressé, et leur disparition dans les cellules basales de ce thalle, lorsqu'elles engendrent un rameau ou un rhizoïde. Dans toutes les cellules : noyau, chromatophore, pyrénoides, globules lipidiques, contour des vacuoles. En *e*, *f*, *g* et *h*, les cellules du thalle dressé sont numéroté à partir de la base.

raissent (j, pl. 7). Dans ce cas, leur substance sert probablement à l'édification de la nouvelle cloison intercellulaire, formée de substances hydrocarbonées. Cela est bien en accord avec ce que nous avons constaté, à propos des Ulves, des relations entre les sphéroïdes et un hydrate de carbone, l'amidon. Dans un cas, les sphéroïdes se changeraient en glucides; dans l'autre, on assisterait au contraire à la transformation inverse, sans que cela signifie forcément que les sphéroïdes soient purement glucidiques.

3° Les inclusions vacuolaires à aspect bourgeonnant

On doit rapprocher des sphéroïdes vacuolaires les inclusions d'aspect bizarre qu'on peut observer dans le vacuome des *Vaucheria* et des *Mougeotia*.

P.-A. DANGEARD (1925) a noté que les « endochromidies » de certaines Vauchéries ont un aspect étrange.¹ Chez l'espèce représentée fig. 12, j'ai observé des formations endovacuolaires *spontanées*, parfois très abondantes, qui ne diffèrent sans doute pas de ces prétendues « endochromidies ». Tantôt libres, tantôt fixées au cytoplasme pariétal, qui les entraîne alors dans ses mouvements, ces formations sont des amas de corps transparents et incolores, globuleux ou en massue, assez souvent creux, semblant s'accroître et se multiplier par bourgeonnement. Ils ont parfois, de la sorte, l'aspect d'amas de Levures bourgeonnantes. Ces corps ont une forme définie et stable, qu'on ne voit pas varier au cours des observations. En les comprimant sous le couvre-objet, on constate que leur substance est souple et flexible. Ils sont extrêmement labiles; il suffit de faire éclater, par compression, le filament qui les contient, pour qu' aussitôt ils disparaissent complètement. L'acide acétique dilué les fait d'abord se gonfler et se vésiculiser, puis les détruit. Par contre, le fixateur de Regaud et, chose plus inattendue, celui de Bouin, les conservent, et les insolubilisent. Vitale ment, ils absorbent le rouge neutre et le bleu de crésyle, vis à vis desquels ils sont métachromatiques. Après fixation, ils sont colorés par l'hématoxyline ferrique.

Ces curieuses inclusions vacuolaires des Vauchéries viennent d'autre part d'être retrouvées par G. MANGENOT (1934), qui les décrit comme des cordons pelotonnés ou des amas nébuleux. Selon cet auteur, elles contiendraient des tamoïdes phlorogluciques, et la vanilline chlorhydrique les rougirait.

Des formations assez analogues ont été décrites par E. LEBLOND (1928) dans le vacuome des *Mougeotia*. Ce sont des amas de globules irréguliers, ou des corps contournés informes. Je les ai retrouvés, et ai pu constater qu'il s'agit de formations endovaculaires spontanées, mais inconstantes, colorables vitalement, avec métachromasie, par le rouge neutre et le bleu de crésyle (fig. 3, page 49).



Fig. 12.. *Vaucheria* sp. — En haut et à gauche, portion de thalle, coloré vitalement au rouge neutre; en grisé, chloroplastes; en noir, les physodes, qui circulent entre les plastes, et que le rouge neutre a colorés en rouge, et les inclusions vacuolaires bourgeonnantes, également colorées par le rouge neutre; on observe en outre des globules lipidiques réfringents et des noyaux. A droite, portion d'un autre thalle, sans coloration; on voit cinq plastes, de nombreux petits bâtonnets courts qui sont les uns des chondriosomes typiques, les autres des physodes, un noyau, sept globules lipidiques et un amas d'inclusions vacuolaires vésiculeuses. En bas, inclusions vacuolaires colorées vitalement en violet par le bleu de crésyle.

4° Les inclusions vacuolaires à aspect sableux

Il existe enfin, dans les vacuoles de diverses Chlorophycées, des inclusions solides, ayant l'aspect de granules concrétionnés ou de petits cristaux, tantôt libres et animés de mouvements browniens

dans le suc vacuolaire, tantôt fixés aux cytoplasme. Ces « calculs » endovaculaires microscopiques sont de nature chimique très variée, et ont une signification physiologique également très différente selon les cas. Nous les réunirons, arbitrairement, sous le nom d'*inclusions sableuses*.

Une transition entre ces calculs et les sphéroïdes vacuolaires est représentée par les *cristaux protidiques* décrits par KLEIN (1882) et E. CHEMIN (1931) dans le vacuome des Cladophores et de diverses Siphonocladiales et Siphonales (ainsi que dans celui de Floridées); comme les sphéroïdes, ces cristaux représentent des substances de réserve accumulées dans le vacuome; on les comparera aux cristalloïdes, également protidiques, de l'aleurone. Un autre exemple de calculs vacuolaires est fourni par les granules réfringents qu'on observe accolés aux sphéroïdes vacuolaires des *Tetraspora* (*a*, *p*, et *q*, pl. 1). Les cristaux contenus dans les vacuoles des *Microspora* rappellent les calculs vacuolaires des *Tetraspora* en ce qu'ils peuvent être accolés aux sphéroïdes des vacuoles (*g*, pl. 18); mais ils peuvent aussi en être séparés (*d*, pl. 18, en bas), et on les retrouve chez l'espèce de la pl. 17 (en *b* et *c*), où il n'y a pas de sphéroïdes; ils paraissent donc être en réalité indépendants de ces derniers.

Nous étudierons avec quelques détails le sable vacuolaire dans trois cas seulement : 1) celui des cristaux de sulfate de chaux des Conjuguées; 2) celui du sable vacuolaire des Desmidiées; 3) celui du sable vacuolaire des Edogones. Cette énumération n'épuise pas la question; c'est ainsi par exemple, qu'on observe parfois un amas de petites baguettes cristallines transparentes, animées de mouvements browniens, dans le suc vacuolaire des Vauchéries, dans la région apicale des filaments du thalle.

A. Cristaux de sulfate de chaux dans le vacuome de certaines Conjuguées.

L'existence de cristaux de sulfate de chaux dans les vacuoles apicales des *Closterium*, des *Netrium* et des *Pleurotanium* est bien connue (v. fig. 14, page 126). Chez ces Desmidiées, on retrouve d'ailleurs de pareils cristaux, mais beaucoup moins abondants, dans les vacuoles banales. Comme ces vacuoles, autour du chromatophore, passent facilement inaperçues, et que les mouvements du cytoplasme les étirent et les déforment sans cesse, entraînant du même coup les cristaux qu'elles contiennent, on a souvent l'impression que ces der-

niers sont logés directement dans le cytoplasme, mais ce n'est là qu'une illusion. Quand une vacuole banale se fusionne avec une vacuole apicale, elle y déverse, naturellement, ses cristaux.

Chez les *Spirogyra*, l'attention a été attirée, depuis assez longtemps, par l'existence de paillettes réfringentes, à aspect de petits cristaux losangiques, animées de mouvements browniens. La plupart des auteurs pensent que ces paillettes sont contenues dans le cytoplasme pariétal. C'est l'avis de L. LAPICQUE, qui a même pensé pouvoir leur attribuer un rôle dans le mécanisme du maintien, par épictèse, de la turgescence vacuolaire; c'est aussi l'opinion de G. MANGENOT (1929). En réalité, j'ai pu constater (1931), que ces paillettes sont contenues dans le suc vacuolaire : chez *Spirogyra tenuissima*, quand le cytoplasme pariétal émet, à l'intérieur de la vacuole, des « figures d'instabilité » ayant l'aspect de pseudopodes capités, on voit très nettement, et sans ambiguïté, que les paillettes entourent ces pseudopodes, mais ne sont pas logées dans leur intérieur. Ces paillettes sont donc des calculs vacuolaires. Il est probable que la surface de contact entre le cytoplasme et le suc vacuolaire les attire, pour des raisons physiques liées aux phénomènes capillaires, ou à des charges électriques, car ces paillettes sont toujours localisées près de cette surface, et ne s'observent jamais au centre des vacuoles. Or, j'ai pu constater que ces paillettes sont bien distinctes des granules tannoïdiques que les colorants vitaux et divers réactifs font précipiter dans les vacuoles, que le rouge neutre et le bleu de crésyle ne les colorent pas, et que l'acide sulfurique ne les détruit pas : il est donc probable, étant donné, d'autre part, leur forme losangique, qu'il s'agit de petits cristaux de sulfate de chaux. Chez certaines grosses espèces, telles que *Sp. jvgalis*, étudiée par E. LEBLOND (1928), ces paillettes sont remplacées par des cristaux réunis en mâcles cruciformes, toujours accolées aux tractus cytoplasmiques qui relient le cytoplasme périnucléaire au cytoplasme pariétal.

La signification physiologique de ces divers cristaux de sulfate de chaux demeure obscure. On a supposé que ceux des *Closterium* pouvaient jouer le rôle de statolithes (STEINECKE, 1926). M. LEFÈVRE a constaté récemment qu'ils pouvaient être résorbés, et se reformer ensuite, dans les vacuoles apicales des Clostéries, mais dans des conditions telles qu'on ne peut guère les assimiler à des réserves nutritives.

B. *Sable vacuolaire des Cosmarium.*

Décrit depuis longtemps par G. S. WEST, qui le considérait, bien à tort, comme l'indice d'un état maladif des cellules, ce sable a été étudié récemment par KOPETKZY-RECHPERG (1932) et par M. LEFÈVRE (1935). Il est formé de petits calculs arrondis, ayant tantôt un aspect concrétionné, tantôt l'aspect radié de sphérocristaux, avec hile central très distinct. M. LEFÈVRE a d'ailleurs observé que ces calculs pouvaient se transformer en bouquets d'aiguilles cristallines rayonnantes. Ils sont souvent quelque peu brumâtres, et colorables vivement en bleu sale par le bleu de crésyle, sans doute parce qu'ils ont absorbé des tannoïdes. Ils sont extrêmement labiles. Tous les réactifs qui tuent les cellules et, par suite y font pénétrer de l'eau, amènent leur dissolution complète. Il a été, jusqu'à présent, impossible de les insolubiliser. Si on fait agir sur les cellules qu'on vient de tuer, avant que les calculs soient complètement dissous, du rouge de ruthénium, on constate que les calculs absorbent ce colorant. Il paraît donc possible d'admettre qu'on est en présence d'inclusions glucidiques.

Toutefois, on doit reconnaître, tout comme dans le cas des inclusions sphéroïdales, que leur nature exacte n'est pas suffisamment établie.

Ces calculs peuvent être extrêmement nombreux dans les vacuoles. Ils peuvent ainsi faire presque totalement défaut. M. LEFÈVRE a constaté qu'ils se forment quand les cellules, continuant à se nourrir, cessent de se multiplier, et qu'ils disparaissent quand la multiplication cellulaire reprend. Ils se comportent donc comme les sphéroïdes vacuolaires et représentent, comme ces derniers, une substance de réserve.

Chez les *Pleurotænium*, un pareil sable glucidique coexiste avec les cristaux de sulfate de chaux. Il domine dans les vacuoles banales, tandis qu'il est bien moins abondant que le sulfate de chaux dans les vacuoles apicales.

C. *Sable vacuolaire des Edogones.*

Les vacuoles de divers *Edogonium* renferment des calculs incolores, généralement animés de mouvements browniens, et plus ou moins nettement cristallins (*d*, *f* et *g*, pl. 11; *f*, pl. 12). Chez *(E. bohemicum)*, ces calculs sont parfois assez volumineux, et très franchement cristallisés.

Ce sable vacuolaire n'a pas les caractères des lipides ni des tannoïdes. Il est abondant chez *E. bohemicum*, où les tannoïdes font défaut. Chez *E. Donnellii*, il paraît se former essentiellement dans les cellules à calottes, très pauvres en tannoïdes, et non dans les cellules à gaine, qui peuvent au contraire être fortement tannifères. Il n'a aucunement l'aspect ni les propriétés du précipité tannoïde qu'on peut obtenir dans les cellules. Pourtant, il peut avoir, chez *E. Donnellii*, une légère teinte brunâtre, que l'ammoniaque paraît accentuer : il est donc possible que, chez cette espèce, il absorbe une petite quantité de tannins.

Ce sable n'est pas non plus formé de colloïdes métachromatiques. Au cours des colorations vitales, les endochromidies peuvent se former à sa surface, et l'enrober, mais lui-même demeure incolore (*h*, pl. 11).

Ce sable est insoluble dans l'eau, même à chaud, et dans les acides faibles dilués; il est très soluble dans les acides forts concentrés (HCl , SO^4H^2 et NO^3H), et extrêmement soluble dans la potasse et la soude, même très diluées. Par contre, il résiste à l'ammoniaque. L'eau de Javel le dissout, grâce à son alcalinité; l'acide acétique, même glacial, le respecte; l'acide chlorhydrique dilué ne le dissout qu'incomplètement. D'après cela, il n'est formé ni de sulfate, ni d'oxalate, ni de phosphate, ni de carbonate de chaux.

Enfin, ce sable est plus léger que l'eau. Si on fait éclater une cellule qui en contient, le sable en sort, et monte, dans l'eau, vers les parties hautes de la préparation. Les précipités de tannoïdes et la plupart des sels minéraux cristallisés sont au contraire plus dense que l'eau.

Nous sommes donc vraisemblablement en présence de granules d'une substance organique, peut-être glucidique. Les caractères de solubilité dans les acides et les alcalis sont en effet à peu près ceux du paramylon. Cette question sera discutée dans la seconde partie de ce mémoire, à propos du sable vacuolaire des Tribonèmes, qui paraît très analogue.

La répartition de ce sable dans les vacuoles donne lieu, d'autre part, à des remarques intéressantes. En règle générale, les petits grains sont libres, et animés de mouvements browniens; les plus gros sont au contraire souvent accolés au cytoplasme, et réunis en amas. Chez *E. Donnellii*, on fait en outre les deux constatations suivantes :

a) *Le sable vacuolaire paraît se former principalement dans la région apicale des cellules à calottes.* Il est beaucoup plus abondant dans ces cellules que dans les autres. Ses grains, bien que libres et animés de mouvements browniens, et bien que le vacuome soit du type continu, formé d'une seule très grande vacuole, sont en grande partie massés dans la région apicale de la cellule, et cela, quelque position qu'on donne à cette dernière. Chaque fois qu'une cellule à gaine se sépare de la cellule à calottes qui l'engendre, elle n'emporte, par conséquent, qu'une petite quantité de sable vacuolaire : celui qui n'était pas massé à l'apex de la cellule à calottes. Par la suite, cette petite quantité ne paraît pas s'accroître beaucoup : il ne se forme guère de sable vacuolaire dans les cellules à gaine, qui élaborent au contraire du tannin.

Or, la région apicale des cellules à calottes est la zone de croissance de l'algue. *La formation du sable vacuolaire est donc une conséquence du métabolisme de croissance*, tandis que celle des tannins, dans les cellules à gaine, ne dépend que du métabolisme d'entretien.

D'autre part, la localisation du sable vacuolaire à l'un des pôles d'un vacuome continu montre que, malgré l'agitation brownienne, qui est une trépidation sur place, ce sable demeure longtemps là où il a pris naissance. *Entre les diverses parties de la vacuole, il y a de lents échanges par diffusion, mais pas de courants de convection.* Nous voyons ainsi la polarisation de la cellule se traduire par l'existence d'un « gradient » de composition chimique au sein de l'unique vacuole.

b) *D'autre part, il semble y avoir une relation entre la formation du sable vacuolaire et l'activité des centres amylogènes du plastidome.* On voit en effet, en f, pl. 11, le sable vacuolaire, bien que libre et mobile, former des essaims, dans la région périphérique de la vacuole, vis-à-vis des grains d'amidon du chromatophore. Comme nous avons vu qu'il demeure longtemps là où il prend naissance, nous en déduisons qu'il est engendré dans le suc vacuolaire, au voisinage des centres amylogènes du plastidome, aux dépens de l'amidon, ou des glucides qui en dérivent. Cela s'accorde bien avec l'idée, formulée précédemment, qu'il peut s'agir de granules glucidiques. Et cela illustre bien l'existence d'échanges entre vacuome et plastidome avec, comme corollaire, la formation de « gradients » de composition chimique, réglés par l'activité du chromatophore, dans le suc des vacuoles.

5°) *Vacuoles spécialisées.*

a) Si l'étude des Spirogyres et des Œdogones nous montre l'existence d'hétérogénéités entre les diverses parties d'une même vacuole, par suite de l'influence du cytoplasme ou du chromatophore, de leurs échanges avec le suc vacuolaire, et de l'absence de courants importants au sein de celui-ci, à plus forte raison pouvons-nous comprendre que le contenu des diverses vacuoles d'une même cellule puisse n'être pas toujours identique. Nous avons déjà noté, à ce sujet, la possibilité de différences entre le suc des vacuoles principales, polaires ou continues, et celui des vacuoles accessoires, et, chez les Cladophores et les Rhizoclonium, la grosse différence de concentration en colloïdes métachromatiques entre vacuoles internes et vacuoles externes. P. DANGEARD (1930) a de son côté fait des remarques analogues.

b) Mais c'est surtout chez les Desmidiées qu'on peut constater l'existence de deux sortes de vacuoles bien différentes, quoique fondamentalement de même nature : les vacuoles ordinaires, et les vacuoles apicales (ou apexiennes, selon E. LEBLOND). Ces dernières sont trop classiques pour qu'il soit nécessaire d'insister. On les observe dans les genres *Netrium*, *Closterium* et *Pleurotanium*. Elles se distinguent par leur réfringence plus grande, leur forme sphérique, et la présence de nombreux cristaux de gypse animés de mouvements browniens.

c) L'existence de vacuoles spécialisées ainsi établie permet de poser la question de la nature des « globules tanniques » des *Zygnema*, *Zygogonium* et *Mougeotia* (fig. 3 et 4).

Connus depuis les travaux de PRINGSHEIM, ces globules sont classiques et ont été souvent étudiés. Bien distincts des inclusions lipidiques et des granula du cytoplasme, ils sont colorés vitalement, avec une grande facilité, par le rouge neutre et le bleu de crésyle, mais sans métachromasie, et même dans les bains déjà trop acides pour permettre la coloration du vacuome. Leur contenu est donc acide. On démontre facilement qu'il est riche en tannoïdes ; il donne à peu près les mêmes réactions que les « physodes » tannoïdes des Tribo-nèmes et des Phéophycées, qui seront étudiés plus loin, mais les globules des Zygnémées ont une labilité plus grande que ces physodes.

A cause de leurs colorations vitales et de la présence de tannoïdes, on peut être tenté de rattacher ces globules au vacuome, et

d'y voir de petites vacuoles spécialisées tannifères. Mais rien ne justifie cette manière de voir, car jamais on n'a vu un de ces globules provenir d'une vraie vacuole, ou en former une en se métamorphosant.

Jusqu'à nouvel ordre, la nature de ces globules demeure donc inconnue. Comme ils sont très abondants autour du chromatophore, il est possible que celui-ci joue un rôle dans leur formation, comme le supposait déjà SCHMITZ (1882), mais la chose n'est pas établie.

III.

L'EQUILIBRE ENTRE VACUOME ET CYTOPLASME.

La morphologie du vacuome et la composition même de son contenu dépendent d'un équilibre avec le cytoplasme. Cet équilibre règle aussi son développement. Cela résulte d'abord du simple examen des divers types morphologiques de vacuome. Sans doute est-on tenté de supposer que, dans bien des cas, où il y a un accord patent entre la disposition des vacuoles et celle du chromatophore, c'est la morphologie de celui-ci qui commande la première. Mais le fait que les *Eremosphara* et *Tetralepharis globulosa*, les premiers pourvus de plastes distincts, et le second leucoplastidié, présentent une disposition de leur vacuome qui s'accorderait avec un chromatophore astériforme doit nous inviter à la prudence, et nous faire penser que l'accord morphologique souvent manifeste entre vacuome et plastidome vient en réalité de ce que l'un et l'autre sont en équilibre avec le cytoplasme fondamental. Les faits suivants vont nous éclairer sur la nature de cet équilibre et sur ses modalités, dans le cas des vacuoles.

1°) *Vacuoles et vésiculisation du cytoplasme.*

On peut d'abord se demander si le vacuome a une existence autonome, et si toute cavité qui se creuse au sein du cytoplasme n'est pas, d'emblée, une véritable vacuole, comme semblent le suggérer les expériences classiques de PFEFFER sur les Myxomycètes, celles de NEMEC, et le fait que les « vacuoles » digestives des Protistes à nutrition holozoïque, manifestement néoformées, se colorent vitalement

comme des vacuoles véritables. Cette question est en relation évidente avec celle de la néoformation des vacuoles, niée par WENT et par P.-A. DANGEARD, mais au contraire admise par GUILLIERMOND et ses élèves (CASSAIGNE, 1931), comme il a été dit, et avec celle de la définition précise du vacuome.

On peut répondre d'abord que la cellule peut renfermer des éléments à aspect de vacuoles, mais manifestement différents des vraies vacuoles, et dépourvus de colloïdes métachromatiques : les vésicules pulsatiles des zoospores des Algues et de nombreux Protistes par exemple. Toutefois on doit reconnaître que, dans bien des cas, notamment chez les Chrysophycées, ces vésicules peuvent absorber les colorants vitaux, de sorte que leur distinction avec les éléments du vacuome proprement dit devient indécise.

On peut ensuite remarquer que, dans certaines circonstances pathologiques, le cytoplasme peut se vésiculiser, témoignant ainsi de ce que j'ai appelé (1929 et 1931) son *instabilité*. En a, pl. 16, à gauche, nous voyons une cellule d'*Edogonium*, plasmolysée et colorée vitalement au bleu de crésyle, dont le cytoplasme a émis, sur sa face externe, deux sortes de bourgeons : les uns qui renferment des bourgeons de la vacuole, dont le contenu absorbe les colorants vitaux, et un autre qui s'est vésiculisé indépendamment de toute intervention du vacuome. Or, ce dernier bourgeon (il y en a en réalité deux, emboîtés l'un dans l'autre) contient dans sa cavité un liquide aqueux qui ne se colore pas vitalement. La simple vésiculisation du cytoplasme ne suffit donc pas à engendrer une véritable vacuole.

Nous concluons de là que toute cavité à contenu aqueux logée dans le cytoplasme n'appartient pas forcément au vacuome, et que par conséquent celui-ci a, dans la cellule, une certaine autonomie.

Toutefois, quand des figures d'instabilisé vésiculeuses se développent dans le vacuome, ce qui est fréquent, on constate en général que leur contenu se charge de colloïdes métachromatiques, probablement empruntés au suc vacuolaire ambiant. Si une cavité qui se creuse dans le cytoplasme n'est donc pas d'emblée une vraie vacuole, elle tend par la suite à en prendre les caractères, et cela est en accord avec le résultat des expériences de PFEFFER, avec le comportement des vacuoles digestives (1), et avec celui des vésicules pulsatiles.

(1) P. Gavaudan (1933) vient de montrer que les vacuoles digestives des *Monas*, d'abord dépourvues de colloïdes métachromatiques, ne deviennent que secondairement colorables par le rouge neutre et le bleu de crésyle,

2°) Morphologie du vacuome et équilibre entre vacuome et cytoplasme.

Les quatre exemples suivants vont nous montrer que la morphologie du vacuome dépend d'un équilibre relativement instable entre le suc vacuolaire et le cytoplasme, équilibre rompu quand se manifeste l'instabilité cytoplasmique.

a) L'aggrégation du vacuome des *Hormidium*.

On sait (PIERCY, 1917) que la cellule des *Hormidium* peut renfermer soit deux grosses vacuoles polaires, soit deux amas polaires de petites vacuoles du type « aggrégé ».

On peut suivre le mécanisme de l'« aggrégation » des vacuoles polaires, c'est-à-dire de leur morcellement en éléments de petite taille à contenu plus concentré, au cours des colorations vitales au bleu de crésyle (fig. 13). C'est une manifestation de l'instabilité cytoplasmique, qui se traduit d'abord par le bourgeonnement dans les vacuoles, à

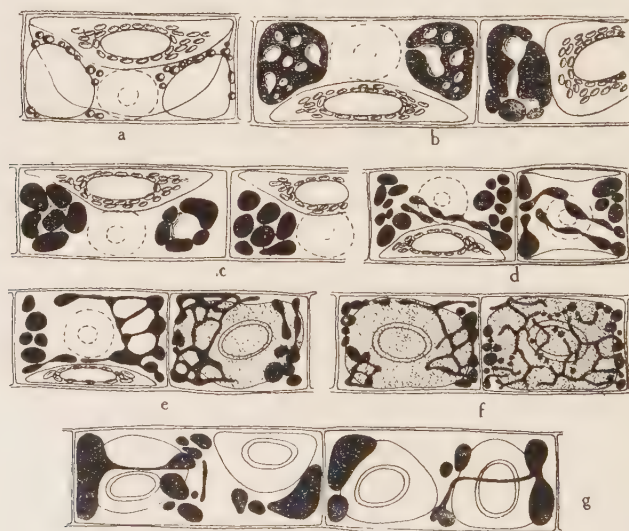


Fig. 13. *Hormidium* sp., vacuome. — a: chromatophore, vacuoles polaires, globules lipidiques et noyau dans une cellule non colorée; b et c: coloration vitale au bleu de crésyle, vacuoles violet pourpre avec figures d'instabilité cytoplasmique et « aggrégation » des vacuoles; d, e et f: vacuome aggrégé après coloration vitale, les petites vacuoles deviennent filamenteuses et s'anastomosent en réseau; g: comportement du vacuome pendant la division cellulaire (bleu de crésyle),

partir de la surface du cytoplasme, de sortes de pseudopodes pédonculés, en massue, très mobiles (*b*). Le pédoncule de ces figures d'instabilité peut se rompre, leur tête se transforme alors en un globule endovacuolaire libre. Plus généralement, ces pseudopodes s'anastomosent entre eux en réseau (*b* et *c*), et c'est là le point de départ du morcellement de la vacuole en petits éléments.

Ces phénomènes ont pour conséquence une diminution du volume du suc vacuolaire. L'instabilité du cytoplasme accompagne donc son hydratation aux dépens du contenu des vacuoles. En conséquence, les petites vacuoles du type aggrégé ont un contenu épais, visqueux, très colorable; on voit en *d*, *e* et *f* que les courants cytoplasmiques les étirent, les entraînant même contre la face externe du chromatophore, et les anastomosent en réseau, comme ils font des vacuoles du type aggrégé des méristèmes des plantes supérieures.

Tel est le mécanisme de l'aggrégation du vacuome, conséquence de l'instabilité cytoplasmique. On sait qu'une telle aggrégation peut se produire chez les plantes supérieures, où elle a été décrite avec plus ou moins d'exactitude par DARVIN, COHN, GARDINER, DE VRIES, GÖBEL, HOMÈS, etc..., par GUILLIERMOND, et récemment par G. MANGENOT (1929).

On voit, en *g*, que c'est par un mécanisme très voisin que le vacuome est remanié, pour former les deux groupes polaires des cellules filles, lors de la division cellulaire, sans qu'il y ait aucune néo-formation de vacuoles. Ici encore, au cours de cette division, il y a donc une rupture ou une modification de l'équilibre instable entre vacuome et cytoplasme.

b) *L'instabilité morphologique du vacuome dans les régions apicales des Clostéries.*

Les vacuoles apicales des *Closterium* et leur pourtour sont le siège de phénomènes complexes qui ont été étudiés surtout par FISCHER (1883), FREY (1926) et E. LEBLOND (1928). D'après ce dernier il se forme constamment, dans le cytoplasme apical de ces Algues, de petites vacuoles, qui viennent se fusionner avec la vacuole apicale et y injecter leur contenu, y produisant ainsi les mouvements de projection observés par FISCHER et surtout par FREY. La fig. 14 permet de suivre d'une façon plus complète ces phénomènes.

En *a*, chez *Closterium moniliferum*, et en *d*, chez une espèce indéterminée, on voit que ce n'est pas par néoformation qu'apparaissent

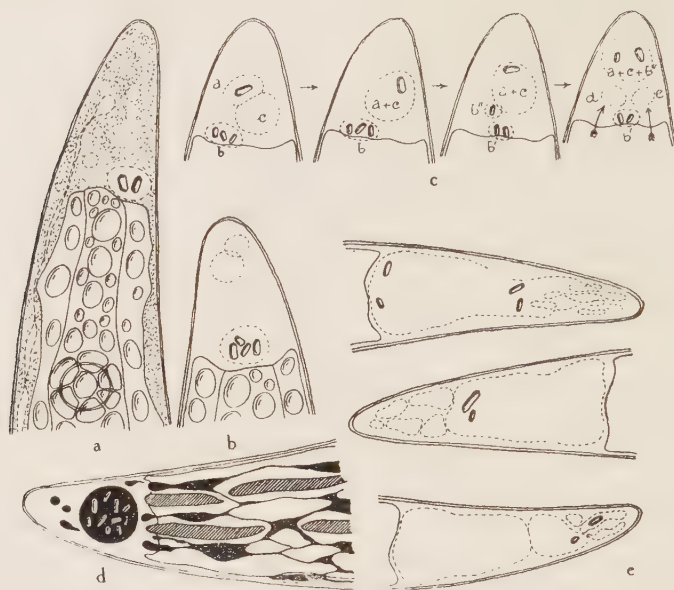


Fig. 14. Vacuome des *Closterium*. — a. *Closterium moniliferum* non coloré; cytoplasme granuleux sans cesse en mouvement; chromatophore avec amidon et pyrénoides; vacuoles banales en forme de boyaux entre les ailes du chromatophore, s'allongeant et donnant par bourgeonnement des petites vacuoles arrondies dans la région apicale; vacuole apicale avec deux cristaux de gypse. b. *Idem*, vacuole apicale à cristaux, et vacuoles banales dans la région apicale. c. *Idem*, évolution des vacuoles apicales à cristaux a et b et de la vacuole banale c au cours d'une observation: à la fin, arrivée de deux nouvelles vacuoles banales, d et e. d. *Closterium* sp., coloration vitale au bleu de crésyle; vacuole apicale à cristaux, et vacuoles banales anastomosées en réseau; émission de petites vacuoles banales dans la région apicale. e. *Closterium Venus*, vacuole apicale et aggrégation de son extrémité.

des petites vacuoles dans le cytoplasme apical, comme l'admettait LEBLOND, mais par une conséquence de l'instabilité morphologique extrême du système de boyaux vacuolaires anastomosés qui représente le vacuome normal entre les ailes du chromatophore. Sous l'action des courants cytoplasmiques, ces boyaux s'allongent, et envoient dans la région apicale des prolongements capités qu'on peut observer sur le vivant, même sans coloration vitale. Les extrémités renflées de ces prolongements, se séparant du reste, deviennent de petites vacuoles indépendantes, que les courants cytoplasmiques déplacent constamment. C'est un cas particulier des phénomènes d'aggrégation.

En b et c, on voit, sans qu'une description détaillée soit néces-

saire, que la vacuole apicale à cristaux est elle-même morphologiquement instable, qu'elle peut se morceler, ses éléments se refusionner entre eux, que les petites vacuoles de type banal qui l'entourent peuvent aussi se fusionner entre elles, et même que vacuoles à cristaux et vacuoles banales peuvent aussi réunir leurs contenus.

Enfin, en *c*, chez *Closterium Venus*, où les vacuoles apicales sont coniques et peu différenciées, on constate que leur sommet peut s'aggréger par un mécanisme très analogue à celui que nous avons observé chez les *Hormidium*. Ce dernier cas est intéressant, car il montre que l'instabilité cytoplasmique et vacuolaire peut se localiser en une région étroite et bien déterminée, en rapport avec la polarisation du contenu cellulaire.

Signalons encore l'instabilité du vacuome alvéolaire de la zone périnucléaire des *Closterium*, dont LEBLOND a décrit les incessants changements d'aspect.

c) Le bourgeonnement des vacuoles des (Edogones au cours des colorations vitales.

Dans les exemples précédents, l'aggrégation du vacuome est la conséquence d'un bourgeonnement du cytoplasme, qui y envoie des figures d'instabilité en forme de pseudopodes. La formation de tels pseudopodes s'observe couramment chez un grand nombre d'Algues, comme aussi chez les plantes supérieures. En 1931, je les ai décrits chez les *Microspora* et les *Spirogyres*, et j'ai noté que la surface externe du cytoplasme des *Monas* pouvait en émettre de semblables. On les retrouve dans les vacuoles d'un *Stigéoconium* en *h*, pl. 2, et en *v*, pl. 7. En *a*, *b*, *c* et *d*, pl. 16, c'est la surface du protoplasme de cellules plasmoltsées qui, chez un *Edogonium*, en émet de fort typiques. Le même phénomène s'observe chez un *Rhizoclonium*, en *c*, fig. 16. Il arrive fréquemment que ces pseudopodes se vésiculisent, comme il a été dit déjà à propos de la fig. *a*, pl. 16.

Chez *Closterium moniliferum*, c'est par un mécanisme différent que se produit l'aggrégation des boyaux vacuolaires du vacuome banal: ils s'allongent en prolongements capités dont le sommet renflé finit par s'isoler.

C'est ce second mécanisme qui caractérise l'instabilité du cytoplasme au contact du vacuome chez les *Edogonium*, au cours des colorations vitales (*a* à *d*, pl. 16). Quand le suc vacuolaire est coloré et que les endochromidies se sont accolées au cytoplasme, même si

les cellules ne sont pas d'autre part plasmolysées, on voit vis-à-vis de chaque endochromidie, quelquefois aussi en d'autres points, la vacuole émettre des bourgeons, formés d'une partie terminale renflée et d'un pédoncule grêle, qui peut devenir très long. Les endochromidies sont entraînées dans la tête renflée des bourgeons vacuolaires. S'il y a eu plasmolyse préalable, ces bourgeons déterminent des hernies à la surface du protoplasme; chaque hernie est remplie par une vacuole ou un chapelet de vacuoles, avec ou sans endochromidies, et peut arriver à se détacher complètement du corps cellulaire. A part la présence d'une vraie vacuole à leur intérieur, ces hernies peuvent prendre exactement l'aspect des figures d'instabilité vésiculisées.

Un tel bourgeonnement du vacuome au cours des colorations vitales n'est d'ailleurs pas un phénomène exceptionnel. On le retrouve, par exemple, chez une Ulve, en *d*, pl. 10, où on remarquera que le suc des bourgeons vacuolaires est plus concentré que celui de la vacuole-mère. Et c'est par le même mécanisme que se forment les vacuoles accessoires, dans les cellules à vacuoles polaires (*r* et *v*, pl. 7).

d) Les variations de volume du vacuome externe chez les Rhizoclonium.

Ce dernier phénomène est bien différent des précédents, mais encore plus remarquable. Normalement, chez les *Rhizoclonium*, les vacuoles externes par rapport au manchon plastidial sont petites, avec un contenu très concentré, tandis que les vacuoles alvéolaires internes sont grandes et aqueuses. Or, sous l'action du froid (algues récoltées dans de l'eau glacée), la couche cytoplasmique qui renferme le chromatophore se contracte. Comme conséquence, les vacuoles externes s'hydratent et deviennent volumineuses, tandis que le volume des vacuoles internes diminue, et que la concentration de leur suc augmente (*b*, fig. 16). On constate facilement, en ramenant les Algues à la température du laboratoire, que ce phénomène est réversible, bien qu'il faille plusieurs heures pour que le contenu cellulaire reprenne son aspect normal. Par comparaison avec les fig. *c*, *d* et *e* on voit d'autre part qu'il s'agit de tout autre chose que d'une plasmolyse.

Ce phénomène prouve : 1° que le volume d'une vacuole ne dépend pas de son contenu colloïdal, ce que nous savions déjà; 2° qu'il dépend de l'action du protoplasme, c'est-à-dire d'un équilibre varia-

ble avec celui-ci; 3° puisque le volume vacuolaire doit être d'autre part en relation avec la teneur des vacuoles en cristalloïdes, pour que l'équilibre osmotique soit maintenu, que cette teneur en cristalloïdes est aussi conditionnée par un équilibre avec le cytoplasme. C'est en ce dernier équilibre que réside essentiellement le mécanisme de l'épictèse de V. RYSSELBERGHE (1898) et L. LAPICQUE (1922).

En résumé, *la teneur du vacuome en eau et en cristalloïdes, et par suite son volume, également son aspect, sont déterminés simultanément par un équilibre entre vacuome et cytoplasme, bien plus que par les propriétés intrinsèques des colloïdes vacuolaires.*

Cet équilibre pose la question de la nature du cytoplasme qui est au contact du suc vacuolaire. Il paraît analogue à celui qui constitue la surface externe du corps cellulaire, car il jouit des mêmes propriétés : 1) les globules lipidiques se portent souvent contre la surface des vacuoles comme contre la surface externe du corps cellulaire; 2) le cytoplasme périvacuolaire produit les mêmes figures d'instabilité que celui de la surface externe du protoplasme; 3) la perméabilité polarisée du cytoplasme dépend aussi bien, comme nous l'avons vu précédemment, du pH intravacuolaire que de celui du milieu ambiant. Mais rien ne prouve que le cytoplasme périvacuolaire et le cytoplasme périphérique constituent de véritables membranes, au sens morphologique du terme. Ce qu'on pourrait interpréter, dans certains cas, comme un tonoplaste périvacuolaire distinct du cytoplasme banal ne paraît être qu'un artefact, produit par coagulation du cytoplasme au contact du suc vacuolaire, comme cela se produit parfois chez les Spirogyres, sans doute par suite de la présence de tannins dans le vacuome.

3°) Développement du vacuome.

Comme sa morphologie, le développement du vacuome est conditionné par un équilibre avec le cytoplasme.

Chez les plantes supérieures, dans les cellules méristématiques, il est d'abord du type aggrégé. Par la suite, ses éléments deviennent de plus en plus aqueux et volumineux, de sorte qu'on passe au type alvéolaire, puis, peu à peu, au type continu.

Il en va généralement de même chez les Algues. Le cas de *Spongomorpha lanosa*, déjà décrit, en fournit un bon exemple (pl. 19). Chez les Vauchéries, nous avons vu que le vacuome est cloisonné dans la région apicale des siphons; son contenu y est aussi plus concentré que dans les parties âgées. Chez les *Microspora*, tandis que la

zoospore, en germant, se transforme en une cellule vésiculeuse à vacuome continu, le vacuome est d'abord agrégé dans le jeune thalle qui en naît (fig. 15). Il est donc très remarquable que certains *Edogonium* se comportent de façon diamétralement opposée (g, pl. 16) : leur vacuome est du type à vacuoles polaires, ou même continu, dans

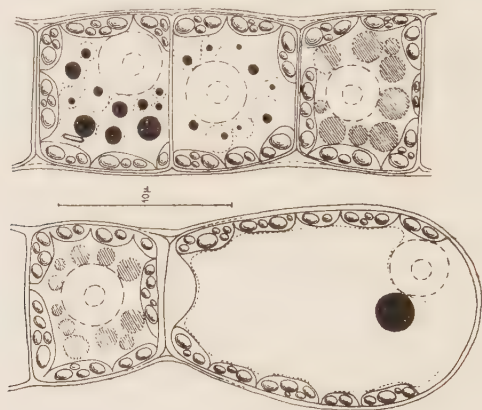


Fig. 15. *Microspora* sp., comportement du vacuome pendant la germination.

les cellules initiales à calottes et dans les cellules à gaine récemment formées, et tend à s'aggréger dans les cellules à gaine âgées.

C'est surtout au cours de l'élongation des cellules des poils hyalins des Chætophorales que la dépendance du vacuome vis-à-vis du cytoplasme, en ce qui concerne son développement, est manifeste. On sait, d'après la position que conservent noyau et chromatophore, que la moitié basale de la cellule s'allonge beaucoup plus que l'autre. Par suite, la vacuole polaire basale, qui suit le mouvement, devient beaucoup plus longue et plus volumineuse. Or on constate, du moins au début, qu'elle devient en même temps beaucoup plus aqueuse, et moins colorable. Tout se passe comme si les deux vacuoles, d'abord égales et également pourvues de colloïdes métachromatiques non flocculables, s'accroissaient inégalement par absorption d'eau, sans que leurs charges de colloïdes se modifient. Ce n'est que tardivement que, de nouveaux colloïdes prenant naissance, les deux vacuoles redeviennent également avides de colorants vitaux.

On retrouve ici les conclusions formulées à propos des *Rhizoclonium*. Ce n'est pas le contenu colloïdal des vacuoles qui règle leur



Fig. 16. *Rhizoclonium hiéroglyphicum*, vacuome. — a, Coloration vitale au bleu de crésyle; vacuoles externes et vacuoles internes, endochromidies; b, cellule à chromatophore contracté et vacuoles externes volumineuses, par suite de l'action du froid; c, cellules plasmolysées dans une solution de sucre, et colorées au bleu de crésyle; émission de figures d'instabilité par le cytoplasme périphérique: dans la cellule de gauche, épaissement de la membrane; d et e, *Idem*, cellules ayant excrété des colloïdes vacuolaires; f, aspect des endochromidies produites par le bleu de crésyle; g, colloïdes vacuolaires excrétés, enkystés dans des épaissements de la membrane et colorés par le bleu de crésyle.

développement, mais un équilibre avec le cytoplasme d'où dépend simultanément, selon le mécanisme de l'épictèse, leur richesse en eau et en cristalloïdes osmotiques.

4°) *Excrétion du contenu vacuolaire.*

C'est enfin l'imperméabilité sélective du cytoplasme pour les constituants du suc vacuolaire qui empêche la sortie de ceux-ci. On peut en effet constater, chez les *Edogonium*, qu'une partie des colloïdes métachromatiques traversent le cytoplasme et viennent flocculer entre celui-ci et la membrane quand on tue les cellules par le formol. La chose est particulièrement nette si les cellules ont été préalablement plasmolysées (*e* et *f*, pl. 16), mais la plasmolyse n'est nullement indispensable pour que le phénomène se produise.

Pourtant l'excrétion du contenu vacuolaire colloïdal par les cellules vivantes est un phénomène observable chez les *Rhizoctonium* et les *Cladophora* (fig. 19). L'étude des cellules, plasmolysées ou non, montre en effet que les colloïdes vacuolaires peuvent sortir du protoplaste et former une couche ou un manchon colorable entre celui-ci et la membrane (*d* et *e*); ils sont ensuite enkystés dans des épaississements de la face interne de la membrane, dont on voit quelques aspects en *g*. Ce curieux phénomène, dont nous retrouverons l'équivalent chez les Tribonèmes et quelques Phéophycées, pose la question des relations entre cytoplasme et membrane, sur laquelle nous reviendrons dans la dernière partie de ce travail.

IV.

LES INCLUSIONS LIPIDIQUES DES CHLOROPHYCEES.

Indépendamment du plastidome, du chondriome, du vacuome et, chez les Zygnémées, des globules tanniques, les cellules de toutes les Algues vertes renferment généralement des inclusions lipidiques réfringentes, très fins granules sphériques, ou globules relativement volumineux, selon les cas. L'acide osmique les colore en brun jaune,

ce qui semble indiquer qu'elles sont riches en lipoides, et le bleu d'indophénol naissant (Nadi) les teint en violet. Leur aspect est généralement assez différent de celui du système des microsomes des plantes supérieures.

Généralement sphériques, ils ont cependant souvent la forme de bâtonnets courts à bouts arrondis chez les *Platymonas* et les *Hormidium*. Les fins granules lipidiques des Chætophorales ont d'autre part tendance à s'accoler aux chondriosomes filamenteux, mais on peut s'assurer qu'ils ne sont jamais logés à l'intérieur de ceux-ci, et qu'ils sont entraînés indépendamment par les courants cytoplasmiques.

SECONDE PARTIE

Les éléments figurés et les inclusions du cytoplasme chez les Xanthophycées et les Algues brunes.

Dans cette seconde partie seront examinés en détail les éléments figurés et les inclusions du cytoplasme des Phéophycées et de quelques Xanthophycées, ou Hétérokontes, et plus sommairement ceux des Chrysophycées, des Diatomées, des Cryptophycées et des Dinophycées ou Péridiniens.

Bien que très différentes les unes des autres, ces Algues ont en commun la richesse de leur complexe pigmentaire plastidial en carotinoïdes. Chez toutes, ce complexe comporte, selon KYLIN (1927), une petite quantité de carotène proprement dite, qui se retrouve d'ailleurs dans tout le règne végétal. Les autres pigments carotinoïdes sont : 1° simplement de la xanthophylle chez les Hétérokontes, ou Xanthophycées de P. ALLORGE ; 2° de la xanthophylle, de la phylloxanthine, et deux variétés de fucoxanthine, chez les Diatomées et les Phéophycées ; 3° de la phylloxanthine et de la péridinine chez les Dinophycées.

Comme chez les Chlorophycées, cette richesse en carotinoïdes s'accompagne de l'absence d'inclusions amylacées ; celles-ci ne se rencontrent que chez les Cryptophycées et les Dinophycées ; encore, en général, n'y sont-elles pas incluses dans la substance plastidiale. Ainsi se manifeste, comme chez les Vauchéries, les *Acetabularia* et les *Trentepohlia*, un balancement physiologique entre carotinoïdes et amidon.

Enfin, chez presque toutes ces Algues, les éléments flagellés ont une dorsiventralité nette, et possèdent deux fouets dissemblables, à moins que l'un d'eux ne fasse défaut. Il suit de là que ces éléments ne peuvent guère être considérés comme réalisant un type primitif, puisque l'étude des Chlorophycées nous a montré que la dorsiventralité, liée à l'existence d'un chromatophore pleuropy-

rène à pyrénioïde dorsal, est un caractère secondairement acquis, au cours de l'évolution, par néoténie. PASCHER (1930) au sujet de la Polyblépharidée dorsiventrals *Dangeardinella saltatrix*, considère aussi la dorsiventralité comme le résultat d'une longue évolution. Parallèlement, nous verrons que les caractères cytologiques sont, dans l'ensemble, moins primitifs que ceux des Algues vertes. Nous sommes ainsi d'accord avec TILDEN (1928), selon qui les Chlorophycées constituent le groupe le plus récent, donc le moins évolué, parmi les Algues.

Du point de vue systématique, ces diverses Algues peuvent être groupées de la façon suivante :

a) Les Crypophycées et les Dinophycées forment, selon PASCHER (1914), un premier ensemble caractérisé par la présence d'amidon, la nature cellulosique des membranes cellulaires (L. MANGIN, 1907), et probablement aussi l'absence de xanthophylle (KYLIN, 1927).

b) Les Xanthophycées, les Chrysophycées et les Diatomées forment un second ensemble, les Chrysophytes de PASCHER (1921), dépourvues d'amidon, mais possédant de la xanthophylle. Dans ces trois groupes, les membranes cellulaires sont essentiellement pectiques. Toutefois, celles des Xanthophycées peuvent, d'après POULTON (1925), et contrairement à ce que pensait PASCHER, contenir de la cellulose; j'ai pu moi-même le constater chez les *Tribonema*. Chez beaucoup d'espèces, la membrane est bivalve, et peut s'imprégner de silice (cellules végétatives de *Tribonema* et des *Ophicytium*, kystes de diverses Hétérokontes et Chrysophycées, et surtout frustules des Diatomées). Enfin, la « leucosine », substance de réserve décrite depuis longtemps chez les Chrysophycées, a été retrouvée chez diverses Hétérokontes par PASCHER (1921), et KORSHIKOV (1930) a observé chez quelques Diamontées (*Rhizolenia longiseta*, *Attheyia Zachariasi*, *Pinnularia*) des globules qui en ont l'aspect.

PASCHER a montré que les Hétérokontes et les Chrysophycées constituent deux séries remarquablement parallèles. Une seule observation suffira à souligner ce fait. Les *Chlorochromonas* (Hétérokontes) correspondent exactement aux *Ochromonas* (Chrysophycées). Les Flagellés incolores du g. *Monas*, considérés par ALEXIEFF (1910) comme des *Ochromonas* incolores, et rattachables à ceux-ci par l'espèce à chromatophore très réduit *Ochromonas pallida* (KORSHIKOV, 1924) pourraient aussi bien être *Chlorochromonas* leucoplastidiés, ainsi que je l'ai montré en 1932.

Malgré leurs caractères très particuliers, les Diatomées sont moins profondément séparées des Chrysophycées que les Conjuguées, auxquelles on les compare souvent, ne le sont du reste des Algues vertes. En effet, certaines Centricées ont des zoospores biciliées (BERGON, 1907; PAVILLARD, 1914), et KORSHIKOV (1930) a décrit des vésicules contractiles chez *Rhizosolenia longiseta* et *Attheyia Zachariasi*.

c) Enfin, les Phéophycées ne paraissent pas se rattacher aux Cryptophycées, comme la comparaison de leurs zoospores à la Cryptomonadine *Protochrysis phaeophycearum* l'avait, un moment, suggéré à PASCHER (1911). L'analogie est superficielle (PASCHER, 1914), et c'est à tort que LAMEERE, dans son récent *Précis de Zoologie*, continue d'en faire état. Par contre, par la nature de leurs pigments plastidiaux, la richesse de leurs membranes cellulaires en composés pectiques, l'analogie de leurs physodes, ou grains de fucosane, avec ceux des Tribonèmes et avec les prétendus corps mucifères des Chrysophycées, ainsi

que par l'allure de leurs zoospores, les Phéophycées paraissent avoir une certaine parenté avec les Chrysophytes.

Les deux premiers chapitres de cette seconde partie porteront sur le *plastidome*, le *chondriome*, le *vacuome* et les *inclusions lipidiques* de ces Algues. Au sujet du vacuome, nous étudierons la « *leucosine* » des Chrysophytes.

Le troisième chapitre sera consacré aux curieuses formations cytologiques connues depuis longtemps, chez les Phéophycées, sous le nom de *physodes* (CRATO, 1892) ou de *grains de fucosane* (HANSTEEN, 1892), et aux éléments analogues du contenu cellulaire de diverses Chrysophytes, formations qui ont déjà fait l'objet d'un grand nombre de recherches, sans que le problème de leur nature et de leurs fonctions soit résolu.

Bien d'autres éléments du contenu cellulaire devraient être étudiés, que je me bornerai à citer rapidement.

1. Les *pusules* des Péridiniens marins sont des vésicules pourvues d'une paroi propre (SCHÜTT, 1895). A. HAYE (1930) décrit dans cette paroi des granules osmiophiles, et observe alentour un cytoplasme différencié, sans doute excréteur. Les pusules ont un canal excréteur, et paraissent indépendantes du vacuome. Elles peuvent être entourées de vésicules accessoires qui, selon KOFOID, s'en détacheraient pour aller déverser leur contenu au dehors, à la surface du corps cellulaire. HAYE nie l'existence d'un tel processus; d'après lui, pusules et vésicules accessoires constituent un appareil excréteur, homologue à l'ensemble du réservoir et des vésicules contractiles des Euglènes.

2. Les *corps rouges* des Péridiniens d'eau douce, encore récemment décrits par M. LEFÈVRE (1932), ne sont sans doute que des globules lipidiques carotinifères.

3. Chez le Péridinien *Polykrikos Schwartzi*, E. CHATTON et P. GRASSÉ (1929) décrivent des amas de *vésicules osmiophiles* autour des centrosomes, des *trichocystes* en bâtonnets, peut-être de nature mitochondriale, sous le périplaste, et des *cnidoblastes*.

4. Beaucoup de Cryptomonadines ont, autour du pseudo-pharynx, des *granules* ou des *bâtonnets réfringents*, que FAURÉ-FRÉMIET (1910) croit mitochondriaux. ALEXEIEFF (1917) y voit un appareil parabasal; GRASSÉ (1926) émet, non sans réserves, un avis analogue, puisqu'il essaye de les homologuer à l'*anneau péribuccal* des *Cyathomonas*, et qu'il admet, comme ALEXEIEFF, que cet anneau est un parabasal. En réalité, il s'agit probablement de *trichocystes*. Chez un *Cryptomonas* indéterminé, j'ai observé qu'ils sont structurés, chacun d'eux ayant une sorte de hile ou de petit noyau étoilé, visible sur le vivant.

CHAPITRE PREMIER.

PLASTIDOME ET CHONDRIOME

I.

LE PLASTIDOME ; SA MORPHOLOGIE
ET SON EVOLUTION.

L'évolution du plastidome, chez les Algues qui nous occupent ici, paraît avoir obéi aux mêmes lois que chez les Chlorophycées. On retrouve en effet les mêmes types morphologiques de chromatophores et de plastes, à des détails d'importance secondaire près. Seulement, la série des types archéoplastidiés est sensiblement moins complète. Cela peut tenir en partie à l'insuffisance de nos connaissances, comme certaines découvertes récentes de PASCHER et de GEITLER l'ont montré, mais cela correspond aussi pour une part au fait, déjà signalé, que nous nous trouvons en présence de groupes d'Algues plus évoluées que les Chlorophycées, et demeurées moins fidèlement conformes aux prototypes primitifs. Voici les faits qui me paraissent essentiels.

A. Dans l'état actuel de nos connaissances, les *Cryptophycées* paraissent devoir être rattachées au type archéoplastidié pleuropyrène, avec chromatophore tapissant la face dorsale et portant, au milieu de celle-ci, un pyrénôide.

Chez beaucoup d'espèces (*Cryptomonas caerulea* Geitler, 1922, et *Rhodomonas rubra* Geitler, id., par ex.), ce chromatophore dorsal est échancré en avant et en arrière, selon la ligne médio-dorsale, de sorte que le pyrénôide est porté par une sorte d'isthme, d'ailleurs assez large, reliant deux plaques pigmentées symétriques, qui tapissent les

faces latérales droite et gauche de la cellule. Cette disposition conduit à un premier type mésoplastidié, réalisé, par exemple, chez *Cryptomonas pyrenoidifera* Geitler, 1922, et caractérisé par deux plastes symétriques tapissant les faces latérales et portant chacun un pyrénôide.

Dans d'autres cas, le chromatophore dorsal se développe et envahit la face ventrale. Ainsi peut se réaliser un chromatophore pleuro-pyrène en forme de manchon, ou même urcéolé, dont la subdivision conduit à un second type mésoplastidié, particulièrement fréquent, comportant un plaste dorsal opposé à un plaste ventral (ex : *Chroomonas Nordstedtii* Hansgirg).

Dans tous les cas, chromatophore et plastes sont fortement lobés et échancrés, ce qui conduit à un troisième type mésoplastidié, avec nombreux plastes pariétaux discoïdes.

L'amidon des Cryptophycées n'est pas élaboré au sein du chromatophore ou des plastes, mais contre leur surface interne. C'est aussi contre cette surface qu'on observe les pyrénôides, enveloppés de grains amylicés, bien que, dans quelques cas, ils puissent être logés dans le chromatophore, comme l'a montré ZIMMERMANN (1923) chez les *Rhodomonas*. Nous retrouvons ainsi la règle selon laquelle la pyrénogénèse est une fonction de la zone amylogène.

On ne sait rien quant à l'existence possible d'un plastidome leucoplastique chez les formes incolores. FISCH (1885) avait cru observer que les grains d'amidon des *Chilomonas* se forment à la surface de leucoplastes, mais, ceux-ci n'ont pas été retrouvés par P.-A. DANGEARD (1910) : chaque grain d'amidon comporte bien une sorte de noyau discoïde colorable en bleu ou en violet par la triple coloration de Flemming, et non colorable par le chloro-iodure de zinc, mais l'auteur pense qu'il s'agit là seulement de la partie centrale du grain en voie de digestion. Notons pourtant que FAURÉ-FRÉMIET (1910) figure, sans en parler, sous la cuticule de *Chilomonas paramacium*, une couche de granules sidérophiles ; ils représentent peut-être (??) l'équivalent du chromatophore des autres Cryptomonadines (1). D'ailleurs, on doit soupçonner l'existence d'un leucoplaste chez toutes les formes incolores amylicifères (A. LWOFF, 1932).

(1) A moins qu'il ne s'agisse de « corps mucifères » comparables à ceux des *Monas* et autres Flagellés, ou de trichocystes. On sait en effet, depuis les travaux de BÜTSCHLI, que les *Chilomonas* émettent, sous l'action de certains réactifs, des filaments (*nosopseudopodes* de KUNSTLER) qui peuvent être des traînées de mucus, ou des trichocystes dévaginés.

B. La plupart des *Péridiniens* (ou *Dinophycées*) sont pourvus de nombreux petits plastes bruns, bien connus pour leur grande labilité. Mais il existe aussi des formes archéoplastidiées. Tel est l'*Amphidinium* de la fig. 17, pourvu d'un chromatophore propyrène du type astériforme. D'après les descriptions des auteurs, (KOFOID et SWEZY, 1921; HERDMANN, 1922 et 1924; LEBOUR, 1925, etc...) d'autres *Amphidinium* ont également un chromatophore astériforme. L'un d'eux, *Amph. britannicum*, var. *compacta*, décrit par C. HERDMANN (1922), réalise même le type amphipyrène; son plastidome est en effet formé



Fig. 17. *Amphidinium operculatum* Clap. et Lachm. — a: individu coloré vitalement au bleu de crésyle; noy.: noyau, py.: pyrénoides avec enveloppe de plaques amylacées, vac.: vacuoles, g. c.: globules carotinifères; chromatophore ponctué, globules lipidiques réfringents. b.: quelques aspects des pyrénoides.

de deux demi-chromatophores astériformes, séparés par le noyau. D'ailleurs, le plastidome de certaines formes archéoplastidiées a déjà été décrit en détail par GEITLER (1925). Cet auteur a observé des *Peridinium* du groupe *umbonatum* pourvus d'un chromatophore astériforme typique, avec pyrénoides central enveloppé de plaques amylacées, et lame pariétale fenêtrée-réticulée. Chez d'autres espèces, et chez *Ceratium fusus*, cette lame pariétale réticulée subsiste seule, le pyrénoides, la masse pyrénifère et les tractus rayonnants ayant disparu. Cette lame se subdivise en éléments discoïdes chez les autres espèces, qui sont ainsi méso- ou métaplastidiées.

Grâce aux travaux de CHATTON (1919), on possède quelques renseignements sur les formes incolores, presque toutes parasites, qui sont très nombreuses. On

doit noter ici un fait extrêmement remarquable : tandis que certaines de ces formes sont leucoplastidiées, avec leucoplaste pariétal réticulé comparable à celui des *Polytoma*, d'autres ont apoplastidiées, c'est-à-dire complètement dépourvues de plastidome reconnaissable. *Polykrikos Schwarzi*, décrit d'abord comme apoplastidié (E. CHATTON, et P. P. GRASSÉ, 1929), paraît en réalité leucoplastidié, avec leucoplaste ayant l'aspect d'un réseau mitochondrial (CHATTON et HOVASSE, 1933). Dans une même espèce, comme *Blastodinium spinulosum*, parasite des Copépodes, on trouve de formes à plastidome pigmenté, de formes leucoplastidiées et de formes apoplastidiées (E. CHATTON, 1920). Contrairement aux espèces leucoplastidiées, les espèces apoplastidiées ne sont pas amylières, ce qui prouve que, chez les Dinophycées comme chez beaucoup d'autres Algues, le plastidome joue un rôle de premier ordre dans l'élaboration des grains d'amidon, alors même que ceux-ci n'apparaissent pas dans son sein, et que, dépourvu de pigments, il ne saurait être le siège d'aucune photosynthèse de glucides.

C. On aurait tort de croire que les *Hétérokontes* (ou *Xanthophycées*) sont caractérisées par un plastidome formé de plastes discoïdes distincts, dépourvus de pyrénoides, ainsi qu'on le dit dans les ouvrages classiques, et que l'admet E. POULTON (1925). C'est bien là ce qu'on observe chez les espèces les plus connues : *Tribonema* (pl. 20), *Ophiocytium* (fig. 29, page 183), *Mischococcus* (fig. 20, page 152), etc., mais on sait aujourd'hui que cette classe d'Algues renferme aussi des types *archéoplastidiés* comparables à ceux des Chlorophycées, et dont voici la liste.

a) *Botryococcus Braunii*, bien que dépourvu de fouets, possède une organisation générale voisine de celle des *Pyramidomonas*. Il possède un chromatophore urcéolé typique, avec pyrénioïde très net au pôle postérieur, et lame pariétale laciniée (fig. 18). Bien que j'aie examiné des colonies développées sur milieu nutritif, dans d'excellentes conditions de nutrition, je n'ai jamais observé, ni dans la lame pariétale, ni autour du pyrénioïde, les petits grains d'amidon décrits par CHODAT (1896). Le pyrénioïde est donc nu. D'autre part, il n'est pas logé au milieu de la substance du chromatophore, mais contre la surface externe de celui-ci. Il n'est même pas certain que le chromatophore l'enveloppe complètement du côté externe. Il tend donc manifestement à devenir extérieur au chromatophore. Ces faits auraient encore plus d'intérêt, comme nous le verrons bientôt, si la position systématique du g. *Botryococcus* était définitivement établie, ce qui ne sera que lorsqu'on en connaîtra les zoospores.

b) Le genre *Arachnochloris* de PASCHER (1930) renferme des espèces archéoplastidiées opisthopyrènes à chromatophore urcéolé, avec pyrénioïde basal et lame pariétale subdivisée en rubans (*A. minor*), des espèces à masse pyrénifère médiane, comme celui des *Chlamydomonas* du groupe *Agloë* (*A. Agloë*), et des espèces à chromatophore astériforme ou semi-astériforme (*A. major*). Chez *A. major*, il est possible que le pyrénioïde soit à la surface de la masse pyrénifère, et non dans son sein.

c) L'espèce flagellée à structure dorsiventrale nette *Ankylonoton pyreniger* de PASCHER (1932) est pleuropyrène, son chromatophore tapissant la face dorsale, au milieu de laquelle est le pyrénioïde. Celui-ci occupe une situation superficielle : il est porté par un court et large pédoncule formé par une saillie de la face interne du chromatophore.

d) Enfin *Tribonema pyrenigerum* Pascher (1932), dont il faudrait sans

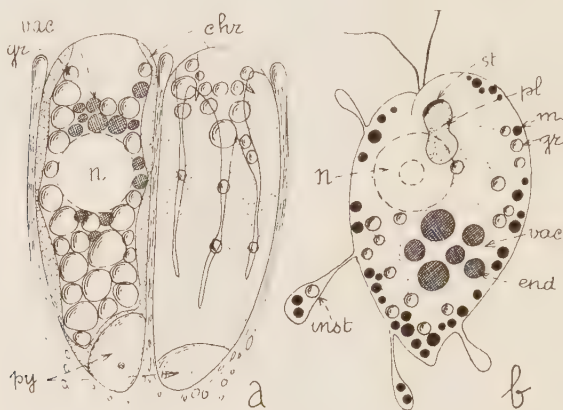


Fig. 18. *Brertrycoccus Braunii* Kütz. — a: deux cellules, colorées vitalement au bleu de crésyle. *Monas* sp. — b: individu coloré vitalement au bleu de crésyle. n.: noyau; pl.: plaste; chr.: chromatophore; py.: pyrénioïdes; st.: stigma; vac.: vacuoles métachromatiques; end.: endochromidies (violet pourpre); gr.: globules lipidiques; m.: globules « mucifères » sous-périplastiques, colorés en bleu franc; inst.: figures d'instabilité cytoplasmique.

doute faire le type d'un nouveau genre, possède dans chacune de ses cellules un unique chromatophore pleural, pourvu en son milieu d'un pyrénioïde, et disposé exactement comme celui des *Hormidium*. Comme chez ces derniers, les zoospores, à structure dorsiventrale nette, sont pleuropyrène, avec pyrénioïde dorsal. Le chromatophore tapisse la face dorsale et l'extrémité postérieure du corps, et revient vers l'avant contre la face ventrale, réalisant ainsi une disposition déjà rencontrée chez les *Cryptomonadines*, et dont nous retrouverons l'équivalent chez les *Phéophycées*.

A côté de ces formes archéoplastidiées, on connaît en outre des formes mésoplastidiées pyrénifères :

a) Chez l'espèce plasmodiale *Chlorarachnion reptans* de L. GEITLER (1930), chaque cellule amœbiforme renferme, dans sa zone périphérique, plusieurs plastes dicoïdes, portant chacun un pyrénioïde contre sa face interne. Ici en core, les pyrénioïdes sont donc extérieurs au plaste qui les portent.

b) Chez *Bumilleria sicula*, selon les recherches récentes de A. KORSHIKOV (1930), chacun des plastes contient un pyrénioïde, logé dans une saillie de sa face interne, très près de la surface.

c) Chez *Botrydium granulosum*, espèce siphonnée dont le rattachement aux Hétérokontes, depuis les observations de R. KOLKOWITZ (1926), ne fait plus aucun doute, KLEBS (1896) avait observé une pyrénôïde dans chaque plaste des très jeunes individus. JANET (1918) figure ces pyrénôïdes même dans les thalles adultes; par contre V. MILLER (1927) nie leur existence. Or KORSHIKOV (1930) vient de les retrouver, et les décrit en détail : chaque plaste a la forme d'une pyramide obtuse dont la base est appliquée contre la paroi de la cellule et dont le pyrénôïde, extérieur ou quasi-extérieur au corps plastidial, forme le sommet. On retrouve ces pyrénôïdes dans les aplanospores, contre la face interne des plastes discoïdes.

Les autres espèces actuellement connues sont méso- ou métaplastidiées, et apyrènes: il est possible qu'ici comme chez les Chlorophycées les deux choses aillent de pair, la déchéance du centre pyrénifère du plastidome ayant comme conséquence de faciliter son morcellement en plastes distincts. Même chez ces espèces, on peut souvent reconnaître que les zoospores, à dorsiventralité assez marquée, se rattachent au type archéoplastidié pleuropyrène, soit qu'elles possèdent un seul chromatophore, dorsal, soit que, comme celles des *Mischococcus* (fig. 20, page 152), et comme les cellules végétatives flagellées des *Chlorochromonas*, il y ait un plaste ventral opposé au plaste dorsal, à la façon de ce qu'on observe chez plusieurs Cryptomonadines, et de ce que nous retrouverons chez les Phéophycées. Cette reminiscence du type archéoplastidié pleuropyrène s'efface chez la plupart des *Tribonema* (pl. 20), où la zoospore renferme plusieurs plastes discoïdes. Somme toute, le plastidome de la majorité des Hétérokontes est tout à fait analogue à celui des *Trentepohlia*, des Vauchiéries et des Acétabulaires.

Dans tous les cas, l'amidon fait défaut. S'il y a des pyrénôïdes, ils sont dépourvus d'enveloppe amylacée. Les plastes sont, en principe, appliqués contre la plaque du corps cellulaire, qu'ils tapissent plus ou moins complètement. Chez les *Tribonema*, ils peuvent en outre se rencontrer dans les travées cytoplasmiques intervacuolaires, mais ce cas, peut fréquent, ne s'observe guère que dans les cellules intensément vertes, dont la surface est entièrement garnie par le plastidome. On peut, dans le même genre, constater que la substance des plastes est douée d'une certaine plasticité : au cours des observations vitales, il arrive que les vacuoles prennent une forme sphérique; les plastes coincés entre les sphères vacuolaires prennent alors un aspect polyédrique étoilé. Le même fait s'observe chez les Phéophycées. Nous retrouverons également chez ces dernières la forme, allongée et étran-

glée en corps de violon, que présentent assez souvent les plastes discoïdes des Tribonèmes (*a* et *c*, pl. 20). On doit enfin noter comme un fait très remarquable que, chez les espèces pyrénifères, les pyrénoides sont presque toujours placés très près de l'une des faces du plaste qui les contient, et dont ils tendent ainsi à sortir.

Dans un précédent travail (1932), j'ai montré qu'une partie des espèces du g. *Monas* peuvent être considérées comme des Hétérokontes dépigmentées, rattachables aux *Chlorochromonas*. L'évolution du plastidome est alors la suivante : il se réduit à une unique plaste discoïde, très petit et extrêmement pâle, qui porte le stigma (fig. 18), puis, dans les formes où la dépigmentation est complète, au stroma plastidial de celui-ci. Chez les formes sans stigma, on le retrouve encore : il forme la « bandelette buccale » de FRANCÉ (1893), dans laquelle je n'ai d'ailleurs pu observer les grains d'amidon décrits par cet auteur. D'un autre côté, GAVAUDAN (1931) a montré qu'il pouvait apparaître, à titre d'anomalies, chez *Chlorochromonas polymorpha*, des individus apoplastidiés, par défaut de division des plastes lors de la division cellulaire.

D. Beaucoup de *Chrysophycées* sont demeurées conformes au type *archéoplastidié*, soit qu'elles le réalisent effectivement, soit qu'elles en présentent des réminiscences manifestes. Un petit nombre seulement sont encore pyrénifères.

Quelques espèces paraissent pourvues d'un chromatophore urcéolé typique, à pyrénioïde basal. Tel est peut être le cas du *Glacchrysis pyrenigera* de PASCHER (1925), d'après les figures de cet auteur. Mais il semble bien que le type *archéoplastidié* le plus communément réalisé soit pleuropyrène, avec pyrénioïde dorsal, comme chez les Hétérokontes et les Cryptophycées. L'espèce représentée sur la fig. 25, page 167, et qui est probablement le classique *Chromulina Rosanoffii* (bien que les kystes n'aient pas été vus, et que l'observation sur fond noir ait parfois semblé révéler la présence d'un très petit flagelle accessoire) nous en fournit un exemple. La moitié antérieure du corps cellulaire est occupée par le noyau et les vésicules contractiles, la moitié postérieure par un gros globule de leucosine, et l'équateur par des globules lipidiques réfringents. Le chromatophore, peu étendu chez cette espèce, est une plaque circulaire brune qui tapisse la face dorsale de la moitié antérieure. Il porte un pyrénioïde très net, de forme assez irrégulière, inconnu jusqu'à ce jour chez *Chromulina Rosanoffii*. Ce pyrénioïde n'est pas logé dans la masse du chromatophore, mais fixé à sa face interne. Il est donc en grande partie extérieur au chromatophore, conformément à la tendance déjà manifestée chez les Hétérokontes. Chez les autres *Chromulines*, le chromatophore, également dorsal, est généralement plus étendu, et il n'y a plus de pyrénioïde. Il en va de même chez

plusieurs espèces appartenant à des genres divers (*Ochromonas* par ex.). Chez *Pheaster Pascheri* (SCERFFEL, 1927), de profondes incisions rayonnantes lui donnent un aspect étoilé, et le pyrénioïde central serait remplacé par un trou. Chez *Ochromonas crenata* (fig. 24, page 166), il est si développé qu'il prend l'aspect d'un manchon, ou même devient urcéolé.

Les recherches de W. CONRAD (1927) sur le genre *Microglena* montrent un premier type mésoplastidié, tout à fait comparable, malgré l'absence de pyrénioïde, au premier type mésoplastidié décrit ci-dessus chez les Cryptophycées. Certaines espèces ont un unique chromatophore profondément échancré, en haut et en bas, selon la ligne médio-dorsale. Cela conduit au cas des autres espèces, pourvues de deux plastes latéraux symétriques, complètement séparés.

Plus fréquent est le second type mésoplastidié déjà décrit chez les Cryptophycées et les Hétérokontes, avec un plaste ventral opposé à un plaste dorsal. On l'observe chez beaucoup d'*Ochromonas* et, en principe, chez les *Dinobryon*, mais la fig. 24, page 166, montre que, chez ces derniers, la disposition des deux plastes est sujette à variations. Enfin, on connaît quelques formes filamenteuses à plastes multiples (*Pheothamnion*).

Je viens de dire qu'à la face interne du chromatophore de *Chromulina Rosa-noffii* était attaché un pyrénioïde, jusqu'ici inconnu. Or E. SCHWARZ (1932) vient d'étudier en détail une Chrysomonade à coque calcaire, *Ochrosphera neapolitana* Schussnig, chez laquelle à la face interne de chacun des deux larges plastes pariétaux est attaché un pyrénioïde longuement pédonculé, qui se divise en même temps que le plaste porteur. De tels pyrénioïdes rappellent beaucoup ceux des Phéophycées.

Rappelons enfin que les *Monas*, s'ils ne se rattachent pas aux Hétérokontes doivent dériver des *Ochromonas* par réduction de l'unique plaste au stroma du stigma, ou à la bandelette buccale, ainsi qu'en témoigne l'*Ochromonas pallida* de KORSHIKOV (1924). D'un autre côté, SCHERFFEL (1927) a décrit la formation de cellules apoplastidiées, par défaut de division du chromatophore lors de la cytodierèse, chez un *Rhizochrysis*. On admet aujourd'hui que beaucoup de Prostites incolores sont ainsi dérivés des Chrysophycées, par dégénérescence du plastidome ou par apoplastie (SCHERFFEL, 1927; PASCHER, 1916 à 1925; DOFLEIN et REICHENOW, 1929).

E. Le type archéoplastidié s'est fréquemment conservé chez les *Diatomées*, groupe dans lequel on trouve aussi des formes métaplastidiées, des formes pléiopyrène et des formes apyrènes.

Il semble bien que le prototype des Pennatées comporte un chromatophore unique, tapissant l'une des faces suturales, au milieu de laquelle est placé le pyrénioïde. Ce chromatophore s'étend à droite et à gauche contre les faces valvaires, et ses bords peuvent atteindre la face suturale opposée. Ce prototype est réalisé, à des variantes près, chez plusieurs espèces étudiées avec soin par GEITLER (1932) et CHOLNOKY (1933). C'est arqué contre l'une des faces suturales qu'évolue, selon les figures de GEITLER, le chromatophore de *Cocconeis placentula*, simple et monopyrène dans la variété *pseudolineata* pléiopyrène et fortement lobé dans la variété *lineata*. Ce n'est que par analogie avec les Chrysophycées que ce type fondamental peut être considéré comme pléiopyrène.

Les figures classiques de KARSTEN montrent d'autre part, chez certaines Diatomées, un phénomène intéressant, quant à l'évolution générale du plastidome et à ses lois. Il s'agit d'espèces comme *Grammatophora marina* ou *Rhabdonema arcuatum*, chez lesquelles le chromatophore, ou chaque plaste, comporte un centre pyrénifère autour duquel rayonnent des rubans plastidiaux. Dans certains cas, masse pyrénifère et pyrénioïde se fragmentent simultanément, chaque fragment correspondant à un ou plusieurs des rubans. Le chromatophore ou le plaste se trouve alors décomposé en autant d'éléments, qui demeurent groupés en rosette. C'est, matérialisé sous nos yeux, le mécanisme qui conduit du type archéoplastidié aux types méso — et métapiastidié.

Notons enfin que les pyrénioïdes des Diatomées, étudiés récemment par GEITLER (1932) peuvent être composés de deux pyrénosomes, souvent anguleux (*Coconeis placentula*, *Gomphonema olivaceum*) ou de plusieurs (*Gomphonema parvulum*).

F. On sait que les cellules des *Phéophycées* renferment, en principe, plusieurs plastes discoïdes, presque toujours pariétaux. Ils sont très développés et très pigmentés dans les cellules assimilatrices des couches superficielles du thalle, très clairsemés dans les poils hyalins. Fait curieux, et qui a frappé depuis longtemps les algologues (E. SÖDERSTRÖM, 1889) on les retrouve, également très clairsemés, mais encore pigmentés, dans les tissus profonds des espèces à thalle massif (Desmarestiacées, Laminaires). HENCKEL (1902) suppose que les phéoplastes des tissus profonds contribuent à débarrasser ceux-ci de l'anhydride carbonique qu'y accumulent les combustions respiratoires. C'est supposer qu'ils sont le siège de photosynthèses, c'est-à-dire que, malgré l'opacité des tissus périphériques très pigmentés, ils reçoivent encore une quantité notable de radiations efficaces, ce qui paraît pour le moins problématique. L'interprétation paraît tout autre : les cellules initiales et les cellules jeunes de ces Algues ont un plastidome pigmenté, et celui-ci conserve ses pigments même dans les cellules qui, de par leur situation profonde, évoluent à l'obscurité. Il en est ici comme chez la plupart des Algues vertes qui, cultivées à l'obscurité, même pendant un temps très long, conservent néanmoins leurs pigments assimilateurs.

Chez *Asperococcus bullosus* (a et b, pl. 25; c, pl. 26) et chez *Colpomenia sinuosa* (c, pl. 24) les phéoplastes sont extrêmement plastiques et les courants cytoplasmiques les étirent avec la plus grande facilité. On voit en outre en c, pl. 26, qu'ils peuvent s'altérer au cours des observations vitales; par vésiculation de leur stroma « mitochondrial », ils se creusent de vastes cavités logeant chacune une inclusion incolore ovoïde, peu réfringente; les vésicules de la substance mitochondriale peuvent aussi faire hernie à la surface

du plaste, sous forme d'énormes gibbosités incolores. Nous trouvons ici la réplique de faits déjà observés chez les Chlorophycées, notamment chez les *Draparnaldia*.

De même, le bleu d'indophénol naissant, à dose mortelle, détermine l'apparition, au sein des phéoplastes, de granules colorés en bleu, comme dans le plastidome des Chlorophycées et dans les plastes des *Tribonema*. Rappelons à ce sujet que E. M. HIGGINS (1931) a décrit dans les phéoplastes des *Stypocaulon* des granules colorables par la braziline.

Outre les caractères de leur pigmentation, les plastes discoïdes des Phéophycées rappellent par divers traits ceux des Chrysophytes.

D'abord, comme ceux des *Tribonema*, ils sont fréquemment allongés et étranglés en corps de violon. Toutes nos figures en font foi. Cet aspect s'observe même — et surtout — dans les cellules des tissus profonds, dont l'évolution est achevée, et qui ne sont pas destinées à se diviser. On ne saurait donc y voir un état de prédivision. Il s'agit en fait de la manifestation d'une tendance plus ou moins accusée du plaste à devenir dicentrique. Chez *Sarrorhiza bulbosa* (f, g et h, pl. 36) les plastes sont même fréquemment tricentriques, et déjà moniliformes. Dicentrie et tricentrie sont peut-être une réminiscence d'un état archéoplastidié ancestral, puisque par elles le plastidome cesse d'être décomposé en éléments simples. On doit certainement rapprocher la première du fait, souvent signalé, que, dans les méristèmes des plantes supérieures, les leucoplastes tendent à prendre la forme d'une haltère.

D'autre part, conformément à une tendance déjà signalée chez les Hétérokontes et les Chrysophycées, mais qui devient ici particulièrement manifeste, les pyrénoides des Phéophycées, lorsqu'ils existent, sont en très grande partie extérieurs aux plastes qui les portent. Complètement développés, ils sont généralement pyriformes, et implantés par leur petit bout dans le plaste porteur. Cette disposition, bien connue, s'observe facilement chez *Pylaiella littoralis* (f, pl. 24), *Punctaria plantaginea*, *Striaria attenuata*, etc... Les pyrénoides des *Mesogloia* (fig. 19) sont longuement pédonculés, comme ceux de la Chrysophycée *Ochosphæra neapolitana*, dont il a été question ci-dessus. Ces pyrénoides se distinguent facilement des autres inclusions globuleuses et incolores du cytoplasme par leurs rapports constants avec les plastes, dont ils ne paraissent jamais se séparer complètement, et par le fait qu'ils ne se colorent vitalement ni par les

colorants du vacuome, ni par le feu d'indophénol naissant, comme je l'ai montré en 1927. Après fixation, leurs affinités tinctoriales pour l'hématoxyline ferrique (*c*, pl. 24), la fuchsine acide et les colorants des protides sont celles des pyrénoides des autres groupes d'Algues.

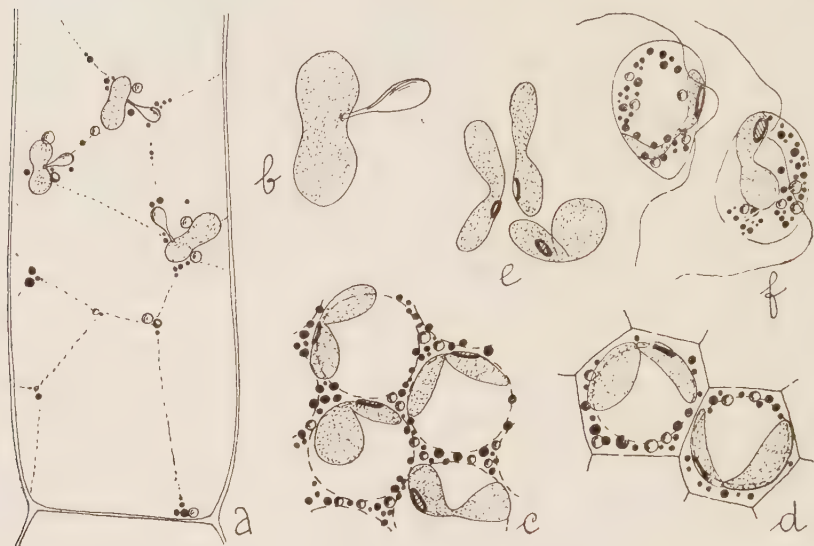


Fig. 19. *Mesogloia* sp. — *a*: cellule allongée du thalle, avec phéoplastes (ponctués) portant chacun un pyrénioïde en massue, physodes à fucosane (en noir) et globules lipidiques réfringents; *b*: phéoplaste et pyrénioïde; *c*: portion du contenu d'un jeune sporange uniloculaire; sur chaque phéoplaste fortement dicentrique se forme un stigma; globules lipidiques et physodes à fucosane; *d*: contenu d'un sporange plus âgé; *e*: phéoplastes fortement dicentriques des jeunes zoospores, avec stigma formé d'un leucostigma et d'une bordure carotinifère; *f*: zoospores (colorations vitales au bleu de crésyle).

Mais, contrairement à ces derniers, ils ne donnent pas les réactions chimiques usuelles des substances protéiques : je n'ai pas été plus heureux que mes devanciers, sur ce point, au cours des essais que j'ai tentés. Il subsiste donc, malgré tout, un doute sur la nature véritable de ces inclusions.

C'est P. KUCKUCK (1891) qui a, le premier, assimilé ces inclusions à des pyrénoides; H. KYLIN (1912) a accepté cette interprétation. Malgré la hardiesse qu'elle pouvait présenter en 1891, la comparaison avec les Chrysophytes paraît devoir la confirmer. Selon M. KNIGHT (1929) les pyrénoides pyriformes pédonculés d'*Ectocarpus siliculosus* sont formés de deux parties distinctes, le pyrénioïde proprement dit, intensément colorable par l'hématoxyline, et son pé-

doncule, terminé par un petit bouton, qui l'est beaucoup moins; ce bouton basal est implanté dans une zone différenciée du phéoplaste. Bien que je n'aie pas observé personnellement ces faits, ils sont trop conformes à ce que j'ai dit, au sujet des Chlorophycées, de l'hétérogénéité des pyrénoides et de l'existence dans le plastidome, de centres pyrénogènes plus ou moins différenciés, pour que je nie *a priori* leur réalité.

Enfin, le passage à l'état leucoplastidié s'effectue, dans les zoogamètes des Phéophycées, par le même mécanisme qui conduit des Hétérokontes et des Chrysophycées pigmentées aux formes incolores comme les *Monas* : réduction du plastidome à un plaste unique, qui se réduit à son tour au stroma « mitochondrial » du stigma. Nous y reviendrons à propos de ce dernier organite.

Les Phéophycées ne sont pas toutes pourvues de phéoplastes discoïdes multiples. Plusieurs espèces, bien connues, sont archéoplastidiées, chacune de leurs cellules renfermant un unique élément plastidial, qui représente à lui seul le plastidome. Tel est le cas des *Cylindrocarpus* (pl. 21), chez lesquels l'unique élément plastidial est réduit aux dimensions d'un phéoplaste discoïde, des *Scytosiphon*, de diverses Lithodermatacées et Ralfsiacées, où cet élément forme une plaque pariétale étendue, et de quelques Ectocarpes, dont le type est *E. confervoides*. Chez ce dernier, on trouve un chromatophore pariétal formé de rubans longitudinaux anastomosés, pyrénifères, avec parfois indication de torsion hélicoïdale, comme chez les *Ædogones*. Il est extrêmement remarquable que, chez certaines espèces, l'organisation du plastidome puisse varier selon les phases du cycle évolutif : c'est ainsi que, d'après C. SAUVAGEAU (1926), les gamétophytes (ou prothalles) de *Carpomitra Cabrerae* sont archéoplastidiés, tandis que les sporophytes (ou thalles proprement dits) ont des chromatophores multiples, simples ou dicentriques. Rien ne montre mieux combien la morphologie du plastidome est conditionnée par les facteurs cytologiques extérieurs à sa propre substance, ici, sans doute, l'haploïdie ou la diploïdie du noyau.

Une réminiscence très nette de l'état archéoplastidié primitif s'observe enfin dans les zoospores de la plupart des espèces, bien qu'on connaisse des zoo-éléments à phéoplastes multiples, les zoogamètes femelles des *Cutleria* par exemple. En fait, les zoospores des Phéophycées ont une dorsiventralité nette, et dérivent du type pleuropyrène à chromatophore dorsal observé chez les Chrysophytes. Le chromatophore de chaque zoospore demeure unique et simple chez les *Ectocarpus* (b, pl. 22) et les *Scytosiphon* (fig. 21, page 154); chez ces

derniers, il est très étendu, et plus ou moins urcéolé. Chez d'autres espèces, comme *Asperococcus bullosus* (e, pl. 26) et les *Mesogloia* (fig. 19, page 148) il s'allonge en un ruban qui devient dicentrique, et s'étrangle fortement en son milieu; chaque zoospore possède alors deux phéoplastes allongés, l'un dorsal et l'autre ventral, réunis en V ou en U par leurs extrémités postérieures. C'est le plaste ventral qui porte le stigma. On retrouve ainsi une disposition qui est classique chez les Cryptomonadines, et que réalisent aussi divers Chrysophytes, comme il a été dit plus haut. Le cas des *Mesogloia* (fig. 19) permet en outre de remarquer que la morphologie du plastidome s'organise dans la zoospore en formation, à un stade où on ne peut reconnaître les faces ni les pôles de celle-ci. La morphologie de la zoospore ne commande donc pas celle du plastidome, mais elle en oriente les éléments et en règle la disposition.

II.

LES CONSTITUANTS DU PLASTIDOME ; LE STIGMA.

D'après ce qui précède, les constituants du plastidome des Algues qui nous occupent sont, en gros, les mêmes que chez les Chlorophycées, sauf que le complexe pigmentaire comporte des carotinoïdes plus variés et plus abondants et que, chez les Chrysophytes et les Phéophycées, les inclusions amylacées font défaut. Nous n'y reviendrons pas, non plus que sur ce qui a été dit, pour chaque groupe, des pyrénoides. Mais nous allons examiner avec quelque détail la question du *stigma* des zoo-éléments. Cet organe est connu chez des représentants de tous les groupes ici étudiés, sauf les Diatomées. Je lui ai consacré une note préliminaire en 1931. Son étude nous permettra de préciser nos idées sur la constitution et la signification qu'on doit lui attribuer, et même temps que sur la notion d'état mésoplastidié.

Revenons d'abord sur le cas des *Mesogloia* (fig. 19), dont il vient d'être question. Dans chaque zoospore en formation, dans un sporange uniloculaire, nous voyons le chromatophore unique, arqué et appliqué contre le noyau, se subdiviser incomplètement en deux plastes, sou-

vent assez nettement différents. L'un de ces plastes est plus arrondi, l'autre plus allongé. On ne peut préciser la raison de cette différence et, jusqu'à plus ample informé, rien ne permet de l'attribuer à l'action de facteurs extérieurs au plastidome lui-même. Ainsi, même si les deux plastes se séparaient complètement, leur inégalité continuerait à souligner l'unité du plastidome dont ils sont les fragments. Mais il n'y a pas simplement différence d'aspect, il y a aussi inégalité d'aptitudes : c'est le plaste le plus allongé qui engendre le stigma, et cela, en une région bien déterminée de sa face externe, au voisinage de l'isthme qui le maintient réuni à son congénère. Cette localisation précise du stigma accentue encore l'unité morphologique et physiologique du plastidome. C'est la persistance des manifestations de cette unité malgré le morcellement en plastes distincts qui caractérise l'état mésoplastidié, ici d'ailleurs incomplètement réalisé. On remarquera en outre que les faits précédents, impliquant des différences importantes entre les différents points du plastidome, ne se conçoivent guère si l'on n'admet que la substance de celui-ci a une structure morphologique intime, comme nous l'avons déjà dit au sujet des Chlorophycées. La localisation précise du stigma montre de plus que celui-ci fait partie du plastidome, qui l'engendre à sa surface, en un point déterminé de par sa structure intime, lorsque les facteurs qui régissent l'évolution de la cellule entière le commandent.

Examinons maintenant le stigma lui-même. Au moment où il apparaît, c'est une simple ligne pigmentée, dont la ténuité empêche de débrouiller la structure. Mais ensuite il s'élargit, jusqu'à prendre l'aspect d'un corps lenticulaire elliptique. On reconnaît alors qu'il est formé de deux parties : une masse lenticulaire incolore ou « leucostigma », et une charge de pigments carotinoïdes qui encerclent celui-ci, probablement en imprégnant son écorce marginale.

Nous avons ainsi acquis trois notions essentielles : 1° unité du plastidome mésoplastidié, malgré son morcellement en plastes ; 2° élaboration du stigma par le plastidome, en une région déterminée de celui-ci, dont la substance doit être structurée ; 3° constitution du stigma, comportant un leucostigma incolore et une charge de pigments carotinoïdes.

Examinons maintenant l'Hétérokonte *Mischococcus confervicola* (fig. 20). Les zoospores et les cellules végétatives ont, en principe, un seul noyau, et deux plastes opposés. Le noyau, excentrique, s'appuie contre la face interne de l'un des plastes, souvent plus

grand que l'autre. C'est celui-ci, qui, dans les zoospores encore mobiles, est le plaste ventral stigmatifère. Il porte alors un stigma sur sa face externe, près de son extrémité antérieure, non loin de l'insertion du fouet. Chaque cellule-mère de zoospores contient ordinairement (après bipartition de ses constituants cytologiques), deux noyaux diamétralement opposés, et quatre plastides quelque peu inégaux, deux grands et deux petits. Les noyaux s'appuient contre la face interne des deux grands, et ce sont ces derniers qui élaborent, sur leur face externe, les stigmas des deux zoospores en formation. J'avais pensé d'abord pouvoir en conclure que la formation des stigmas était condi-

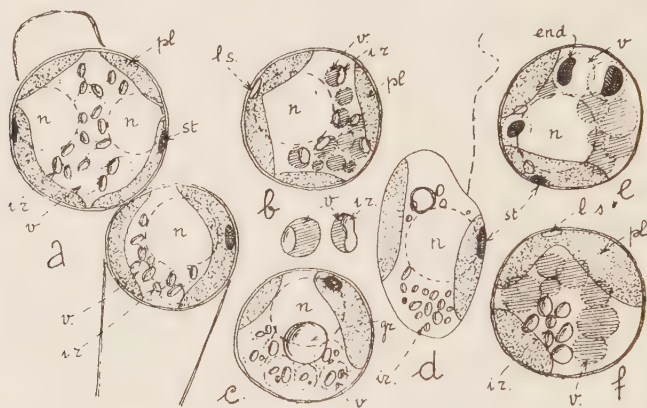


Fig. 20. *Mischochloa confervicola* Naeg. — a : cellules formant l'une deux, l'autre une zoospore; stigmas formés sur les plastides les plus voisins des noyaux; b : cellule avec stigma en formation (leucostigma) et vacuoles colorées au rouge neutre (au-dessous, deux des vacuoles, avec leurs inclusions réfringentes); c : cellule avec stigma achevé, globule lipidique et vacuoles à inclusions; d : zoospores; e : cellule avec stigma achevé, et vacuoles colorées au rouge neutre; endochromidies de forme curieuse; f : cellule avec stigma en formation (leucostigma) et vacuoles colorées au rouge neutre; n. : noyaux; pl. : plastides; l. s. : leucostigma; st. : stigma pigmenté; v : vacuoles; end. : endochromidies; i, r : inclusions réfringentes, dont une partie au moins sont dans les vacuoles; gr. globules lipidiques.

tionnée par le voisinage du noyau, et c'est ce que j'ai dit dans ma note de 1931. Une meilleure compréhension du plastidome, et la comparaison avec les *Mesogloia*, me conduit maintenant à une conception moins simpliste. Nous retrouvons ici la marque de l'unité du plastidome, dans chaque zoospore et dans chaque cellule végétative, malgré son morcellement en deux plastides distincts, et la formation du stigma en une zone déterminée du plastidome mésoplastidié ainsi constitué. Si le noyau ou la cinétide agissent — et il est peu douteux qu'ils le

fassent — ce n'est, comme chez les Phéophycées, qu'en constituant le centre morphologique de l'architecture cellulaire intime, à laquelle le plastidome est soumis.

Quant à la constitution du stigma, je n'ai rien à changer à ce que j'ai dit en 1931. Quand il apparaît dans les cellules mères des zoospores, et quand il va disparaître dans les zoospores immobilisées et arrondies, il n'est pas pigmenté : c'est un corps réfringent oblong, un « leucostigma ». Ici encore, le stigma est donc une organite carotini-fère, et non une simple inclusion carotinoïde.

Chez la plupart des Chrysophytes et des Phéophycées on retrouve sans difficulté cette constitution. H. HAYE (1930) la décrit chez *Dinobryon divergens* : le stigma est porté par l'extrémité apicale du plus grand des deux plastes, qu'il coiffe, et il est formé d'une substance fondamentale (leucostigma) dont la périphérie est chargée de granules de carotène. On la constate aisément chez toutes les Phéozoosporees, dont le stigma, toujours porté par le chromatophore, est un corps incolore et assez réfringent, oblong, cerclé de pigments carotinoïdes : *Scytosiphon lomentaria* (fig. 21), *Ectocarpus tomentosus* (b, pl. 22), *Pylaiella littoralis* (i, pl. 24), *Sporochnus pedunculatus* (i, pl. 23), etc... J'avais cru (1930) que le stigma des *Tribonema* était plus simple : de nouvelles recherches m'ont permis de rectifier mon erreur, et m'ont montré que, chez cette espèce, la charge de carotène qui imprègne l'écorce du leucostigma peut devenir très faible. Un fait qui mérite d'être noté est que, dans bien des cas, le stigma se place à l'extrémité antérieure du plaste stigmatifère, qu'il coiffe ou qu'il encercle. C'est ce que note H. HAYE chez les *Dinobryon*, GAVAUDAN (1931) chez *Chlorochromonas polymorpha*, et ce qu'on peut observer chez les *Monas* (fig. 18, page 142) et les *Tribonema* (fig. 27, page 174). Le stigma est alors souvent étroit, filiforme, et, comme à ses débuts chez les *Mesogloia*, il devient impossible de distinguer le leucostigma de sa charge de carotène.

Envisageons enfin le cas des zoo-éléments incolores pourvus d'un stigma qui, ainsi qu'on le sait, ont longtemps retenu la sagacité des chercheurs.

J'ai déjà rapporté le cas des *Monas*. Chez celui de la fig. 18, page 142, le stigma, quasi-filiforme, est placé comme un liséré sur le bord d'un très petit chloroplaste extrêmement pâle. Chez les autres espèces stigmatifères, ce chloroplaste se réduit à un stroma « mito-

chondrial » qu'on retrouve, chez les formes dépourvues de stigma, sous l'aspect d'une « bandelette buccale » (1).

Le cas des zoogamètes mâles incolores de diverses Phéophycées est très analogue. Dans les spermatozoïdes de *Tilopteris Mertensii*, tels

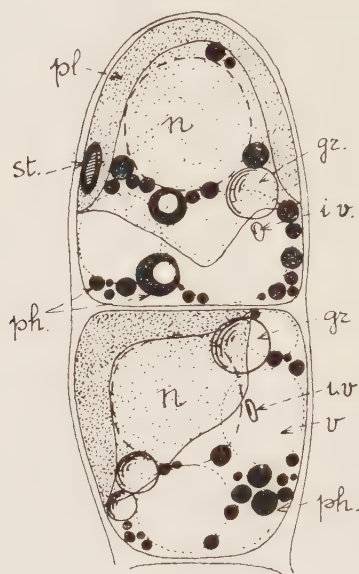


Fig. 21. *Scytosiphon Lomentaria* J. G. Ag., sporange pluriloculaire coloré vitalement au bleu de crésyle. — *n.*: noyaux; *pl.*: plastidome; *st.*: stigma; *v.*: vacuoles; *i. v.*: inclusions vacuolaires; *ph.*: physodes à fucosane, colorés en bleu, certains avec grosse inclusion sphérique; *gr.*: globules lipidiques.

que les figure P. КУКЦУК (1912), le stigma est placé sur le bord d'un phéoplaste extrêmement réduit, mais encore reconnaissable, qui est, dit l'auteur, peu à peu absorbé par le stigma en formation. La fig. 22 permet de constater que chaque gamète mâle de *Cutleria multifida*, en formation dans l'anthéridie, renferme d'abord un chromatophore brun, étroit et allongé. Par la suite, ce chromatophore diminue de volume, verdit et se dépigmente, jusqu'à se réduire à un élément fusi-

(1) A la vérité, il est possible que toutes les espèces stigmatifères du g. *Monas* aient un plaste reconnaissable et légèrement pigmenté, et que celui-ci ait seulement échappé à l'attention des chercheurs. Une révision soignée de ces espèces serait nécessaire pour s'en assurer.

forme verdâtre, très pâle, qu'on a beaucoup de peine à retrouver au cours des observations vitales. Le stigma apparaît comme une mince et pâle ligne orangée le long d'une des génératrices de ce fuseau; celui-ci se transforme en un disque biconvexe et se charge de pigments jaunes;

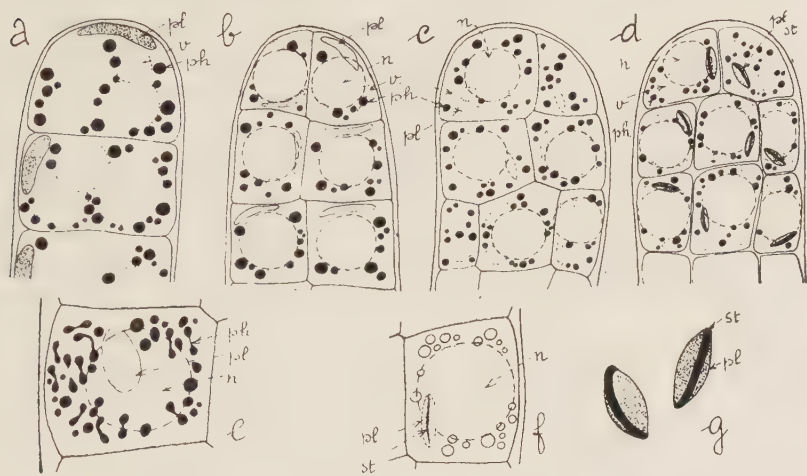


Fig. 22. *Cutleria multifida* Grev. — a à d: gamétanges mâles à divers stades successifs de leur évolution (colorés vitalement au bleu de crésyle); e: cellule-mère de gamète mâle, avec physodes à fucosane probablement en division (bleu de crésyle); f: cellule-mère de gamète mâle, au stade où le stigma apparaît sur le plaste devenu très pâle; g: plastes stigmatifères, au terme de leur développement, dans les zoogamètes formés. n.: noyaux; pl.: plastes; pl. st.: plastes stigmatifères; st.: tigma; v.: vacuoles; ph.: physodes à fucosane.

le stigma filiforme s'épaissit et encercle le chromoplaste lenticulaire ainsi constitué. Les choses se passent sensiblement de la même façon dans les spermatozoïdes des *Fucus*, sauf qu'avant l'apparition du stigma s'intercale un stade où les observations vitales ne permettent plus du tout de retrouver le plaste générateur. Du moins tous mes efforts pour l'observer à ce moment sont-ils demeurés vains. G. MANGENOT (1922) a eu le mérite de démontrer qu'à ce stade le plaste existe encore, mais sous la forme d'un bâtonnet mitochondrial. Sa dégénérescence est donc alors plus complète que chez les *Cutleria*, mais le sens des phénomènes demeure exactement le même. En définitive, il n'y a aucun doute que, dans tous les cas, le stigma soit un organite porté par un plaste. C'est à peu près l'opinion de tous ceux qui ont examiné de près la question: BEHRENS (1886), GUINGARD (1889),

STRASBURGER (1897), KYLIN (1912), MANGENOT (1922), et ce dernier a montré que MEVES (1918) s'était trompé en faisant dériver le stigma du chondriome.

Reste cependant un point important à préciser. Selon ces auteurs, et particulièrement G. MANGENOT, le stigma des *Fucus* est un chromoplaste spécial. Selon l'interprétation ici proposée, on doit au contraire distinguer le chromoplaste stigmatifère, en forme de lentille, du stigma filiforme qui l'encercle. Le point oculiforme des *Fucus* et des *Cutleria* n'est donc pas un simple stigma, mais un plaste porteur d'un stigma. Après ce que nous avons dit des *Monas* et des *Tilopteris*, la chose paraît évidente. Le stigma filiforme semble homogène à cause de sa ténuité, comme nous avons vu que c'est souvent le cas des stigmas encerclant le bout d'un plaste; sa pâleur, au moment de son apparition, témoigne de l'existence d'un leucostigma incolore, que la carotine imprègne en entier. Or, on serait au contraire tenté de dire que le point oculiforme des *Fucus* et des *Cutleria* est homologue à un stigma de phéozoospore, composé d'un leucostigma lenticulaire encerclé de carotine, qui en imprègne la marge. Nous voyons ici la nature réaliser par des voies très différentes, mais relatives au même objet, des aspects analogues, de même qu'elle a réalisé, par exemple, dans une inflorescence hermaphrodite d'Euphorbe, un aspect analogue à celui d'une simple fleur.

Lorsque les Cryptophycées ont un stigma, il est porté par leur chromatophore, et rentre donc immédiatement dans le cas général. Les points ou organes oculiformes des Périдиниens mériteraient par contre une étude détaillée, que je n'ai pas eu le loisir d'entreprendre. Il est probable que chacun d'eux est un petit plaste stigmatifère, comme celui des Euglènes. Relativement simple dans la plupart des cas, ce plaste prend l'aspect d'un véritable œil complexe chez quelques espèces marines, décrites par POUCHET, KOFOID et SWEZY, etc.

III.

LE CHONDRIOME.

Comme chez les Algues vertes, un *chondriome* distinct du plastidome paraît exister, d'une façon constante, dans tous les groupes ici étudiés. Bien que son étude soit encore insuffisamment avancée, elle va nous donner une confirmation des idées auxquelles nous a conduits l'étude des Chlorophycées.

A. Nous commencerons par les *Dinophycées*, ou *Péridiniens*, dont le chondriome vient de faire l'objet d'un fort intéressant travail de B. BIECHELER (1934).

Dès 1878, VIGNAL avait décrit, dans le tentacule des Noctiluques, qui sont des *Péridiniens* incolores, un « cordon granuleux ». Selon FAURÉ-FRÉMIET (1910), les granules et les petits bâtonnets qui forment ce cordon sont probablement des chondriosomes. On les retrouve d'ailleurs, épars, dans l'ectoplasme du corps cellulaire.

D'après E. CHATTON et P.-P. GRASSÉ (1929), puis E. CHATTON et R. HOVASSE (1933), un autre *Péridinien* incolore, *Polykrikos Schwarzi*, posséderait, tout comme la Volvocale *Polytoma uvella*, en même temps qu'un plastidome leucoplastique continu et réticulé, des chondriosomes bacilliformes, particulièrement abondants dans la région périphérique du corps.

Contrairement aux auteurs précédents, B. BIECHELER (1934) a étudié des *Péridiniens* pourvus d'un plastidome pigmenté (g. *Péridinium*, *Cryptoperidinium*, *Glenodinium*, *Coclia Exuviella*). Elle y a observé, outre le plastidome, un chondriome *continu*, filamenteux et réticulé. Chez *Glenodinium sociale*, ce chondriome peut, spontanément, se résoudre en chondriocontes distincts.

Un tel chondriome est évidemment très semblable à celui que nous avons observé chez les Chætophorales, les Ulvales, les Cédogoniales et les Cladophorales. Comme chez les Algues vertes, il est d'ailleurs orienté par les mêmes influences que le plastidome, parallèlement à ce dernier. C'est ainsi que, chez *Exuviella marina*, le chondriome réticulé s'oriente vers la cinétide et le pyrénioïde.

Or, nous avons retrouvé, chez les *Péridiniens*, les mêmes stades d'évolution du plastidome que chez les Chlorophycées, depuis les

états archéoplastidiés amphipyrène, monopyrène, etc... jusqu'à l'état métaplastidié. Dans les deux groupes, le plastidome a évolué selon les mêmes lois. *Il est donc tout à fait remarquable de constater qu'il en va aussi de même du chondriome.*

Cela renforce singulièrement les idées auxquelles nous a conduits l'étude des Chlorophycées :

1. Chondriome et plastidome sont deux formations physico-chimiquement très analogues; cette analogie se traduit, entre autres faits, par un *similitude de comportement* dans les cellules, et par une *évolution parallèle* dans les séries phylogénétiques.

2. Dans les deux cas, cette évolution paraît commencer par un *état primitif continu*. Elle paraît avoir ainsi à peu près les mêmes lois dans toutes les séries.

Rappelons encore une fois que ce parallélisme phylogénétique se retrouve dans l'ontogénèse, dans les méristèmes des plantes supérieures, comme l'a montré A. Guilliermond. Dans le cas des *Elodea*, par exemple la transformation des leucoplastes mitochondriaux en chloroplastes typiques s'accompagne de celle des chondriosomes granuleux en chondriocontes filamenteux. Or, phylogénétiquement, les Périidiniens nous montrent des phénomènes analogues. Si on compare *Polykrikos Schwartzii* aux formes pigmentées, on voit que la dépigmentation du plastidome et son passage à l'état de réseau mitochondrial s'accompagnent de la transformation du chondriome filamenteux réticulé continu en un système de petits chondriosomes bacilliformes séparés. Il est possible que, pareillement, chez le Volvocales, les formes pigmentées aient un chondriome filamenteux continu, tandis que la forme leucoplastidiée *Polytoma urella* a des chondriosomes assez courts, et séparés.

Ce parallélisme entre le comportement et l'évolution des plastes et des chondriosomes, lié à l'étroite analogie physico-chimique entre ces deux catégories d'éléments, permet de comprendre comment, dans de nombreux cas, plastidome et chondriome peuvent arriver, en convergeant vers la limite finale, à être presque impossibles à distinguer l'un de l'autre.

Rappelons ici que les Dinophycées peuvent posséder des trichocystes et des endocystes. Ces deux catégories de formations coexistent chez *Polykrikos Schwartzii*. Selon E. CHATTON et P.-P. GRASSÉ (1929) les premières sont peut-être de nature mitochondriale, tandis que les secondes résultent de l'évolution

d'une cnidosphère, peut-être formée par un amas de mitochondries. Si cette conception est exacte, trichocystes et cnidocystes devront être rattachés au chondriome. Mais la chose demeure hypothétique.

A. Chez les *Cryptophycées*, KUNSTLER (1882) a décrit des « sphérules », sans doute mitochondriales, dans le cytoplasme de diverses *Cryptomonadines*. FAURÉ-FRÉMIET (1910) a observé chez un *Cryptomonas* des granules sidérophiles, qu'il suppose être des mitochondries. Il attribue aussi une nature mitochondriale aux corpuscules péripharyngiens de *Chilomonas paramacium*, qui sont vraisemblablement des trichocystes, comme nous l'avons déjà dit. Il figure en outre des granules sidérophiles dans la région périphérique du corps de cette *Cryptomonadine* incolore : nous nous sommes demandé plus haut si ces granules ne représentent pas un plastidome dégénéré, à moins qu'il ne s'agisse de corpuscules mucifères ou de trichocystes. Enfin, R. P. HALL (1930) observe, dans le cytoplasme de la même espèce, entre les vacuoles, après fixation au MANN-KOPSCHE, des granules colorables par l'hématoxyline ferrique, et auxquels il attribue, non sans réticences, une nature mitochondriale. A ma connaissance, nous ne savons rien de plus sur le chondriome de ce groupe d'Algues.

C. Nous ne possédons aucune donnée sur le chondriome des *Chrysophycées*, si ce n'est une observation de R. P. HALL (1930) qui décrit et figure, dans le cytoplasme d'une *Chromuline*, des granules colorables par l'hématoxyline ferrique, après fixation au MANN-KOPSCHE.

D. Notre ignorance serait encore plus grande en ce qui concerne les *Xanthophycées*, ou Hétérokontes, si je n'avais fait connaître, dans une note préliminaire (1932), le chondriome de *Tribonema bombycinum* (a, c et d, pl. 20). Il est formé de mitochondries bien individualisées, assez volumineuses, sphériques ou bacilliformes, et d'ailleurs plastiques et déformables, qu'on observe assez aisément sur le vivant, dans les cellules allongées à plastidome peu dense. On les voit se déplacer dans le cytoplasme pariétal, le long des insertions des travées intervacuolaires, et parfois, selon celles-ci, entre les vacuoles. Mais ils ont une forte tendance à s'immobiliser contre la face interne des chloroplastes, parce que ceux-ci sont eux-mêmes placés aux points de convergence des insertions de plusieurs travées intervacuolaires et que, par suite, contre leur face interne, le cytoplasme pariétal est

particulièrement épais. Les chondriosomes peuvent aussi, au cours des observations vitales, se transformer en petites vésicules à parois très minces. Ces vésicules, continuant à se déplacer au gré des courants cytoplasmiques, et demeurant plastiques, prennent alternativement un aspect globuleux ou un aspect bacilliforme. Dans l'ensemble, les éléments du chondriome des *Tribonema* rappellent passablement ceux des Vauchéries. Ils ne fixent pas les colorants vitaux du vacuome. Je n'ai pu non plus obtenir leur coloration vitale par le vert Janus B de Höchst.

Ces éléments sont en général très bien fixés par le formol bichromaté de Regaud, ou par le Zenker-formol. J'ai également obtenu leur fixation par des mélanges osmiés, et par le mélange d'acide chromique et d'iodure de potassium proposé par LENOIR. Quel que soit le fixateur utilisé, ils se colorent ensuite électivement par l'hématoxyline ferrique, et par la fuchsine acide anilinée d'Altmann (d, pl. 20).

Au cours d'observations vitales, j'ai retrouvé les mêmes chondriosomes dans le cytoplasme pariétal des aplanospores.

E. Contrairement à celui des autres Chrysophytes, le chondriome des *Diatomées* est bien connu, grâce surtout aux travaux de A. GUILLIERMOND (1921) qui l'a le premier observé, après fixation par la méthode de Meves et coloration par celle de Kull, chez des Navicules indéterminées, et à celles de P. DANGEARD (1930 et 1931), qui l'a étudié vitalement chez plusieurs espèces. Il est en effet assez facile à observer sur le vivant, à fixer et à colorer par les techniques mitochondriales usuelles. On doit pourtant noter qu'on observe, de ce point de vue, de grandes différences entre les diverses espèces. En effet j'ai pu constater assez souvent que, dans une même préparation, après fixation au Zenker-formol et coloration à l'hématoxyline ferrique, tous les individus d'une des espèces représentées contenaient des chondriosomes très nets, tandis qu'on n'arrivait pas à les retrouver chez ceux des autres espèces. Quoi qu'il en soit, le chondriome des Diatomées paraît formé d'éléments en bâtonnets, souples et quelque peu flexueux, auprès desquels P. DANGEARD note, chez les *Rhizosolenia*, l'existence de « granula » cytoplasmiques comparables à ceux des Spirogyres. Chondriosomes et granula sont entraînés par les courants cytoplasmiques.

LAUTERBORN (1896) avait d'autre part noté l'existence, dans le cytoplasme pariétal, chez *Pinnularia major* et *Surirella calcarata*, d'un réseau de filaments hyalins déliés. Ces espèces auraient-elles un chondriome continu réticulé, comme

celui des *Draparnaldia*, des *Edogonium* et des *Péridiniens*? Il m'est impossible d'en décider. J'ai essayé de retrouver ce réseau chez des Pinnulaires : ç'a été jusqu'ici sans succès.

Enfin, la région périnucléaire des Diatomées renferme souvent des inclusions remarquables, dont la signification morphologique est inconnue. Ce ne sont pas toujours de simples granules d'un produit du métabolisme, comme ceux que figure P. DANGEARD chez *Licmophora flabellata*, mais des corps ayant une morphologie précise et remarquable, « doubles plaques » de HEINZERLING (1908) et « doubles bâtonnets » de LAUTERBORN (1896). Il m'est impossible de rien dire à leur sujet, sinon de les comparer aux corpuscules périnucléaires que j'ai décrits ci-dessus chez les *Microspora*.

F. Enfin, relativement bien connu est aussi le chondriome de quelques *Phéophycées*.

Dès 1912, NICOLosi-RONCATI, avait décrit des mitochondries granuleuses dans la cellule apicale de *Cystoseira barbata*, et LE TOUZÉ des corps sans doute mitochondriaux dans celle des *Fucus*. En 1918, MEVES avait observé le chondriome des spermatozoïdes des Fucacées. Mais ces auteurs n'avaient pas suffisamment distingué chondriome et plastidome, et leurs résultats demeuraient confus. C'est donc à G. MANGENOT (1922) que revient le mérite d'avoir débrouillé la question du chondriome chez les Fucacées : la cellule apicale du thalle renferme, comme le zygote dont elle procède, et comme toutes les cellules de l'appareil végétatif, des phéoplastes et des mitochondries granuleuses, bien distincts les uns des autres; ce n'est que dans les spermatozoïdes en formation que les phéoplastes prennent l'aspect mitochondrial, sans d'ailleurs se confondre avec les chondriosomes granuleux qui les accompagnent, avant de se transformer en plastes stigmatifères. L'auteur décrit en outre des chondriosomes granuleux ou filamenteux, indépendants du plastidome, chez *Cladostephus spongiosus*. Dans aucun cas il ne paraît avoir pu observer vitalement le chondriome d'une Phéophycée. C'est P. DANGEARD (1930) qui devait combler cette lacune, en examinant *Tilopteris Mertensii*, et *Ectocarpus virescens*, chez lesquels il trouve des chondriosomes en bâtonnets ou en filaments flexueux, remarquables, chez la première espèce, par leur plasticité et l'instabilité de leur forme. Au même moment (1930), G. MANGENOT décrivait et figurait dans le cytoplasme des Laminaires, entre les phéoplastes, tant dans les cellules méristématiques que dans les cellules adultes, des chondriosomes granuleux ténus.

Mes observations m'ont montré que le chondriome de beaucoup de Phéophycées se laisse observer vitalement sans trop de peine, qu'il est le plus souvent formé d'éléments en bâtonnets ou de chondriocones typiques, beaucoup plus rarement de mitochondries granuleuses, et qu'il possède souvent la plasticité et l'instabilité morphologique décrites par P. DANGEARD chez *Tilopteris Mertensii*.

Soit d'abord *Asperococcus bullosus* (pl. 25 et 26). A première vue, dans les clavules et les poils (*d*, *e* et *f*, pl. 25) on n'observe aucun

chondriosome. C'est que les éléments du chondriome, représentés par de beaux chondriocontes, sont logés dans les lignes du réseau que forment, sur la face interne du cytoplasme pariétal, les insertions des travées intervacuolaires. Ils n'apparaissent donc que comme des épaississement locaux de ses lignes, mais leur mobilité a vite fait de les signaler à un examen attentif. On reconnaît qu'en se déplaçant ils suivent fidèlement les lignes en question, dont ils épousent les brisures et les inflexions. Dans certains cas (*d*, pl. 25), arrivés à l'un des nœuds du réseau, ils se ramifient en s'engageant simultanément selon deux des lignes qui s'offrent à leur progression. On a ainsi l'impression très nette que la substance de ces chondriosomes est très plastique, semi-fluide, et que les lignes du réseau où ils se logent sont autant de tubes de cytoplasme fluide et mobile, dans lesquels cette substance se trouve comme moulée. Des chondriocontes très analogues s'observent dans les cellules superficielles du thalle massif (*a* et *b*, pl. 25), ainsi que dans les grandes cellules du tissu central (*b* et *c*, pl. 26). Tout à fait analogue est aussi le chondriome de *Colpomenia sinuosa* (*a*, *b* et *c*, pl. 24), dont tous les caractères cytologiques soulignent d'ailleurs la parenté étroite avec les *Asperococcus*.

Soit maintenant *Cylindrocarpus Berkeleyi*. Nous y retrouvons de beaux chondriocontes (*a* et *d*, pl. 21), relativement très faciles à observer, et peu nombreux dans chaque cellule. On constate, en *d*, qu'ils évoluent, comme chez les *Asperococcus*, selon les lignes d'insertion des travées intervacuolaires. En outre, en *b*, sur la même planche, on voit les aspects successifs pris, en quelques minutes, par un de ces chondriocontes se déplaçant au voisinage d'une inclusion lipidique. Rien ne saurait mieux montrer la plasticité et l'instabilité morphologique du chondriome des Algues brunes.

On retrouve chez beaucoup d'espèces des chondriosomes filamenteux, ou du moins en bâtonnets allongés, pouvant, par suite de leur plasticité, se renfler légèrement en massue à l'une de leurs extrémités, devenir quelque peu variqueux ou fusiformes, ou encore prendre un aspect anguleux, contourné, ou légèrement ramifié. De tels chondriosomes s'observent chez les *Desmarestia* (*e* à *h*, pl. 27), chez *Laminaria saccharina*, tant dans plantules (*i*, pl. 33) que dans le thalle adulte (*b*, *c*, *e*, pl. 32), ainsi que chez *Laminaria Cloustonii* (*g*, *h*, *f*, pl. 34), *Chorda filum* (*b*, pl. 36) *Saccorhiza bulbosa* (*f* et *h*, pl. 36), *Dictyota dichotoma* (*a*, pl. 37) et *Cystoseira ericoides* (fig. 31, page 197). C'est principalement chez les *Chorda* et les *Saccorhiza*

qu'on notera des chondriosomes en massue, en fuseau, variqueux, ou ramifiés. Ceux des *Dictyota*, inconnus jusqu'à ce jour, étaient pourtant d'observation facile dans des thalles recueillis à Saint-Servan en août. Les *Cystoseira* ont aussi des chondriocontes bien visibles sur le vivant, et cela les éloigne beaucoup des *Fucus* et des *Ascophyllum* chez lesquels l'observation vitale du chondriome est très difficile ou impossible. D'une façon générale d'ailleurs, la visibilité des chondriosomes sur le vivant varie beaucoup d'une espèce à l'autre; nous avons déjà noté la chose à propos des Algues vertes.

Le chondriome de *Sporochnus pedunculatus*, d'observation difficile sur le vivant, est formé, dans les poils, d'éléments en général plus courts que ceux des espèces précédentes, et même, pour partie, granuleux (d, pl. 23). J'ai pu également observer des chondriosomes granuleux dans les poils des conceptacles de *Fucus vesiculosus* (fig. 23); je suis ici d'accord avec les observations de G. MANGENOT sur les Fuca-

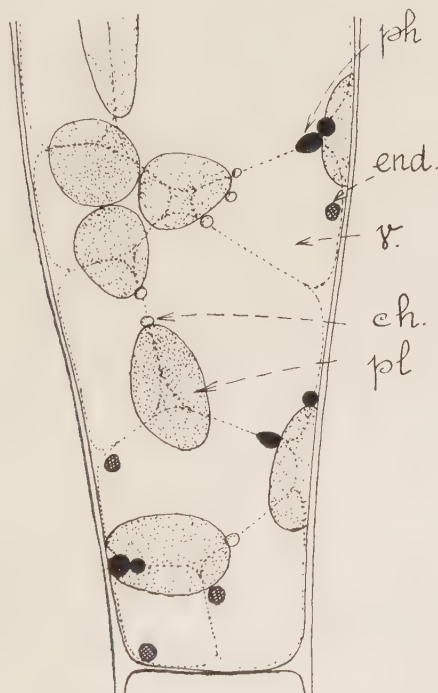


Fig. 23. *Fucus vesiculosus* L. — Poil stérile d'un conceptacle, coloré vitalemt au bleu de crésyle; *pl.*: phéoplastes; *v.*: vacuoles; *end.*: endochromidies violettes, encore non cristallisées; *ch.*: chondriosomes granuleux; *ph.*: physodes à fucosane.

cées, tandis qu'on a pu voir ci-dessus que le chondriome des Laminaires diffère beaucoup de ce qu'a figuré cet auteur. En dehors de ces deux cas, des essais de coloration vitale par un mélange de rouge neutre et de vert Janus B de Höchst ont mis en évidence des granules fixant ce second colorant dans le cytoplasme de *Pylaiella littoralis* (h, pl. 24) et dans celui de *Taonia atomaria* (f, pl. 37). Il est toutefois probable que ces granules ne sont que des chondriosomes altérés, car le chondriome des *Pylaiella*, traité par les méthodes mitochondriales, paraît surtout formé de filaments (e, pl. 24).

Pas plus que celui des autres groupes d'Algues, le chondriome des Phéophycées n'absorbe les colorants vitaux du vacuome. Mais nous verrons qu'il peut être extrêmement difficile de le distinguer, chez les Laminaires et les Desmaresties, de certains éléments dérivés des physodes, dont on sait la grande affinité pour ces colorants. Quant à la fixation du chondriome des Phéophycées — et d'ailleurs de leur contenu cellulaire entier, — elle est en général extrêmement facile. Dans leur cas, l'eau de mer additionnée de 10 % de formol commercial constitue un fixateur cytologique excellent. C'est sur des échantillons conservés dans ce liquide que j'ai pu observer les chondriosomes de *Tilopteris Mertensii* (d, pl. 24), tels que les avait vus sur le vivant et figurés P. DANGEARD, et celui des poils d'*Arthrocladia villosa* (l, pl. 23), dont l'aspect témoigne aussi d'une grande instabilité morphologique. Je dois toutefois noter qu'au contraire la fixation du contenu cellulaire des Dictyotacées paraît très difficile à obtenir; dans l'eau de mer formolée, non seulement les chondriosomes, mais les plastes eux-mêmes s'altèrent profondément. Après fixation, les éléments du chondriome se colorent, selon la règle, par l'hématoxyline ferrique, comme nos figures le montrent dans le cas des *Cylindrocarpus* (c, pl. 21) et de *Pylaiella littoralis* (e, pl. 24).

CHAPITRE SECOND.

VACUOME ET INCLUSIONS LIPIDIQUES

Toutes les espèces des groupes étudiés dans cette seconde partie possèdent un vacuome métachromatique typique, et sont généralement pourvues d'inclusions lipidiques.

Nous n'examinerons pas en détail ces éléments du contenu cellulaire chez les Cryptophycées et les Péridiniens. Les premières, d'après les Cryptomonadines que j'ai pu observer, possèdent de petites vacuoles globuleuses métachromatiques, assez nombreuses; c'est le même vacuome que GALIANO (1915) a coloré au rouge neutre et imprégné à l'argent chez les *Chilomonas*. Chez les seconds, P. DANGEARD (1923) a décrit un vacuome formé de petits éléments granuleux colorables au rouge neutre, correspondant au système des « vacuoles normales » de KOFOID (1909); CHATTON et GRASSÉ (1929) ont retrouvé ces éléments chez *Polykrikos Schwartzi*, et M. LEFÈVRE (1932) chez divers Péridiniens d'eau douce. Nous nous attacherons au contraire à l'étude du vacuome et des inclusions lipidiques des Chrysophytes et des Phéophycées.

I.

LE VACUOME DES CHRYSOPHYCEES ET
LA QUESTION DE LA LEUCOSINE.

A. Observations personnelles.

a) Soit d'abord le *Dinobryon* de la fig. 24. Une coloration vitale au bleu de crésyle y révèle trois vacuoles métachromatiques : une

grosse, très colorable, et deux petites, qui le sont beaucoup moins. La grosse est entourée de globules lipidiques légèrement carotinifères comme si, selon une loi générale, la surface de contact entre cytoplasme et suc vacuolaire attirait ces globules, sans doute par suite

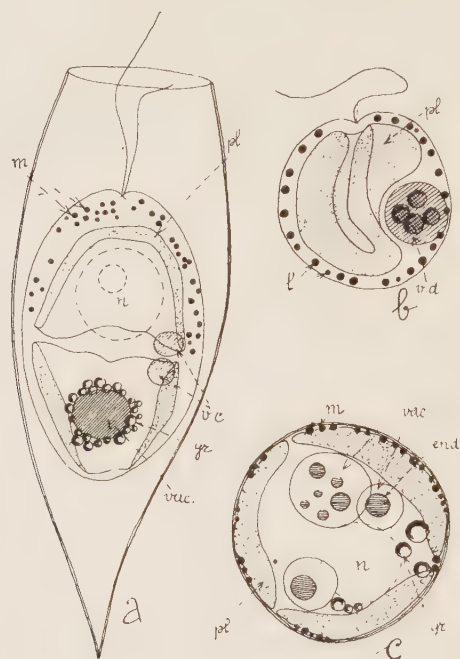


Fig. 24. Chrysophycées, colorées vitalement au bleu de crésyle. *a*: *Dinobryon* sp., avec corps « mucifères » sous-périplastiques; *b*: *Ochromonas crenata* Klebs, avec globules lipidiques périphériques colorables au bleu de crésyle; *c*: espèce palmelloïde indéterminée, avec corps « mucifères ». *n.*: noyaux; *pl.*: plastidome; *vac.*: vacuome; *end.*: endochromidies; *v. d.*: vacuole digestive; *v. p.*: vésicules pulsatiles; *gr.*: globules lipidiques (jaunâtres chez *Dinobryon*); *l.*: globules lipidiques colorables au bleu de crésyle; *m.*: corps « mucifères ».

des phénomènes d'adsorption dont elle est le siège. Cette vacuole représente le vacuome proprement dit. Les deux petites sont des vésicules pulsatiles arrêtées en diastole.

b) Soit maintenant la Chrysomonadine de la fig. 25, sans doute *Chromulina Rosanoffii*, comme nous l'avons déjà vu. R. P. HALL (1930) décrit chez une Chromuline des « vacuoles » cytoplasmiques alvéolaires, généralement non colorables par le rouge neutre ni imprégnables par l'acide osmique, et entre ces « vacuoles », outre les

chondriosomes, des « corps de GOLGI », colorables par le rouge neutre et osmiophiles, qui représenteraient le vacuome proprement dit. Mes observations ne m'ont jamais montré rien de tel. Nous avons déjà vu que la partie postérieure du corps cellulaire est occupée par un

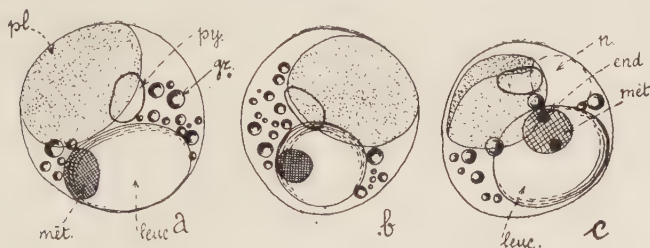


Fig. 25. — Chrysophycée, probablement *Chromulina Rosanoffi* (Woron.) Bütschli, colorée vitalement au bleu de crésyle. n.: noyau; pl.: plastidome; py.: pyrénioïde; leuc.: leucosine, emplissant l'unique vacuole; mêt.: gouttelette métachromatique séparée de la leucosine par suite de la coloration vitale; end.: endochromidies dans cette gouttelette.

gros « globule de leucosine », facile à reconnaître à cause de sa réfringence spéciale. Le bleu de crésyle ne colore vitalement qu'une seule chose : ce globule de leucosine, auquel il communique une teinte violet pourpre. Voici donc un premier résultat très net : le « globule de leucosine » représente à lui seul le vacuome. L'espèce étudiée possède une seule vacuole, homologue à la grosse vacuole du *Dinobryon*, et transformée en un globule de leucosine.

Suivons la coloration vitale de ce globule. Souvent, nous y verrons apparaître des endochromidies granuleuses et arrondies, de couleur pourprée, tandis que, corrélativement, la coloration générale du globule pâlira. Ces endochromidies représentent les colloïdes métachromatiques de la vacuole, flocculés sous l'action du bleu de crésyle. Ils ne représentent pas la substance réfringente désignée sous le nom de leucosine, et accumulée dans cette vacuole : leur formation n'empêche pas, en effet, le globule de conserver sa réfringence caractéristique. La « leucosine » est donc distincte des colloïdes métachromatiques du vacuome qui la contient.

Dans certains cas d'ailleurs, la marche de la coloration rend cette distinction particulièrement évidente. On voit d'abord le globule de leucosine se colorer dans toute sa masse. Puis il se décolore presque complètement, parce que le suc vacuolaire métachromatique se sépare

de la leucosine, par une sorte de synérèse, sous la forme d'une gouttelette liquide pourprée, qui vient généralement s'accoler à la paroi de la vacuole (*a* et *b*, fig. 25). Enfin, des endochromidies animées de mouvements browniens se forment dans le suc vacuolaire ainsi séparé, par floculation de ses colloïdes métachromatiques (*c*, fig. 25). Naturellement, malgré cette ségrégation du suc vacuolaire, la leucosine conserve sa réfringence spéciale.

c) Soit enfin l'espèce de la fig. 26. Nous y retrouvons un globule de leucosine typique qui représente, ici encore, une vacuole. Il est généralement appliqué contre la paroi cellulaire, et visiblement malléable. Après quelques jours passés au laboratoire, on constate (en *d*, *f* et *g*) que ce globule a perdu son homogénéité primitive; un précipité

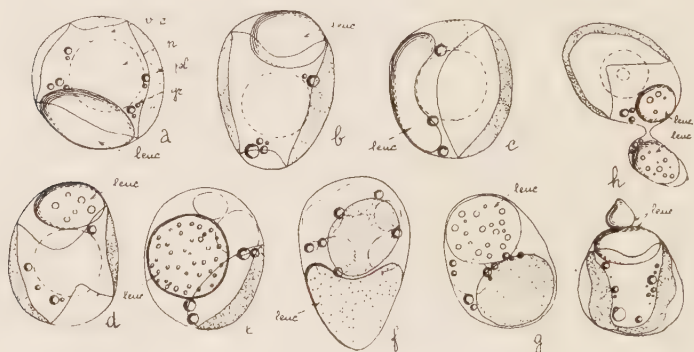


Fig. 26. Chrysophycée indéterminée, non colorée. — Divers aspects de la leucosine. *n.* noyau; *pl.* plasidome; *v. c.* vésicule pulsatile; *gr.* globules lipidiques; *leuc.* leucosine.

plus ou moins grossier y est apparu; en *e* on observe en outre une sorte d'enveloppe formée par coagulation de sa couche périphérique. La fig. *h* représente l'expulsion (pathologique) d'une partie de la leucosine, en même temps que d'une partie du cytoplasme. Il paraît indiqué de comparer cette altération de la leucosine à celle qui se manifeste dans les inclusions vacuolaires globuleuses des Chætophorales, étudiées dans la première partie de ce travail. Ainsi, la leucosine paraît devoir être rapprochée des matières de réserve colloïdales qui s'accumulent, sous forme de globules, dans le vacuome de beaucoup d'*Algues vertes*. Nous avons dit que ces matières paraissent pour par-

tie albuminoïdes et pour partie hydrocarbonées. On peut aussi rapprocher la leucosine des inclusions iridescentes, albuminoïdes, du vacuome des Rhodophycées.

B. *Comparaison des résultats précédents avec les données des auteurs.*

On sait que la « leucosine » des Chrysophycées a été décrite d'abord par STEIN (1878) chez les *Dinobryon* et les *Uroglena*, puis par WORONIN chez les *Chromulina*, par ROSTAFINSKI (1882) chez les *Hydrurus*, par FISCH (1885) et par KLEBS (1892) chez diverses Chrysomonadines, par SENN (1900) chez les *Monas* et par P.-A. DANGEARD (1910) chez les *Anthophysa*, qui sont des *Monas* vivant en colonies (1). Plus récemment, PASCHER (1921, 1925, 1930, 1932) a décrit des globules de leucosine chez diverses Hétérokontes, GAVAUDAN (1931 et 1932) chez son *Chlorochromonas polymorpha*, et KORSHIKOV (1930) chez deux Diatomées centricées : *Rhizosolenia longiseta* et *Attheya Zachariasii*. En même temps, pour comparaison, ce dernier auteur a étudié la leucosine de quelques Chrysomonadines, notamment des *Mallomonas*.

Les résultats obtenus par ces auteurs s'accordent, dans l'ensemble, avec ceux de mes propres recherches.

a) *L'homologie entre globules de leucosine et vacuoles* avait déjà été admise par P.-A. DANGEARD (1910). Cet auteur suppose en effet que la leucosine des *Anthophysa* se dépose dans une vacuole.

KORSHIKOV (1930) va plus loin. Il montre que, lorsqu'un globule de leucosine disparaît, soit spontanément, soit sous l'action de la chaleur ou d'un fixateur, on observe à sa place une vacuole. Si la disparition est le fait d'un fixateur, cette vacuole renferme un précipité qui donne les réactions de la métachromatine (ou volutine).

Enfin GAVAUDAN (1932) considère les globules de leucosine des Monadinées et des Chrysomonadinées comme « la partie proprement dite du vacuome, fondamentale et permanente ». Il voit en effet, chez *Chlorochromonas polymorpha*, ces globules se transformer spontanément en vacuoles à inclusions cristalloïdes (c'est à peu près le

(1) M. P. A. Dangeard (1934) vient de reprendre l'étude de la leucosine des *Monas*. Il aboutit à des conclusions voisines de celles qui sont formulées ici, et n'admet pas que cette substance soit identique à la métachromatine.

phénomène que nous avons observé chez l'espèce de la figure 26), vacuoles dont le suc est colorable vitalement par le rouge neutre, et l'étude d'un *Ochromonas* indéterminé le conduit à la même conclusion que nous, quant au fait qu'un globule de leucosine est une vacuole modifiée.

b) *La comparaison, proposée ci-dessus, entre leucosine et inclusions globuleuses du vacuome des Chlorophycées* est également étayée par les descriptions des auteurs.

Pour tous, la leucosine est une réserve nutritive, comme nous avons vu que c'était le cas des globules des Algues vertes.

P.-A. DANGEARD (1910) note que la leucosine n'est abondante, chez les Anthophyses, que si on les nourrit avec de l'amidon. Or nous avons vu, chez les Ulves, l'abondance des globules vacuolaires accompagner une raréfaction de l'amidon.

Enfin, la leucosine est caractérisée par sa réfringence spéciale et par sa grande labilité. Cette réfringence est celle des globules vacuolaires des Chlorophycées. Quant à la labilité, elle se manifeste de deux façons. D'une part, le globule de leucosine perd spontanément son homogénéité et se transforme en une vésicule contenant des inclusions mobiles, cristalloïdes ou non. Nous avons déjà noté que le même phénomène se retrouve dans les globules des Chætophorales. D'autre part, la leucosine est très soluble dans l'eau, et pratiquement impossible à insolubiliser par l'action de réactifs. Par suite, tout agent physique ou chimique (chaleur, acides, alcalis, alcool, fixateurs usuels, colorants post-vitaux, etc...) qui tue le cytoplasme fait disparaître la leucosine, même s'il n'exerce pas sur elle d'action destructrice directe, simplement parce qu'il perméabilise la cellule et y détermine l'entrée d'eau. Nous avons vu que cette labilité est précisément celle des globules vacuolaires des Ulvacées et aussi, bien qu'à un degré moindre, des autres Algues vertes.

c) Par contre, nous ne pouvons admettre, avec KORSHIKOW (1930) l'identité de la leucosine avec la métachromatine. Nous ne pouvons même pas dire, avec GAYAUDAN (1932), qu'il y a « identité du vacuome métachromatique et de la leucosine ». Ce serait confondre le contenant et le contenu. Ce que nous avons observé montre au contraire que *la leucosine, bien qu'accumulée dans une vacuole, est parfaitement distincte du suc métachromatique de celle-ci, dans laquelle elle est en solution colloïdale, et des colloïdes métachromatiques de ce suc,*

auxquels elle est mélangée. Les endochromidies que le bleu de crésyle fait flocculer dans les globules de leucosine ont été observées également par GAVAUDAN : elles représentent les colloïdes métachromatiques, et non la leucosine. Le précipité de volutine décrit par KORSHIKOW dans les vacuoles résultant de la disparition, sous l'action des fixateurs, des globules de leucosine, ne représente pas davantage celle-ci, qui en réalité a été dissoute : ils représentent la métachromatine, à laquelle la leucosine était mélangée.

C. *En résumé*, les Chrysomonadines paraissent pourvues d'un vacuome formé d'une seule ou d'un petit nombre de vacuoles métachromatiques, relativement assez peu volumineuses, et dans lesquelles s'accumule fréquemment la substance de réserve réfringente connue sous le nom de « leucosine ».

II.

LE VACUOME DES DIATOMEES

Il est remarquable que le vacuome des Diatomées (du moins celui des Pennatées) réalise à peu près la même disposition générale que celui des Algues vertes filamenteuses : deux vacuoles polaires, simples ou subdivisées, séparées par un large pont médian où se loge le noyau et, dans ce pont, parfois aussi dans le cytoplasme pariétal, de petits éléments vacuolaires très colorables. Ces petits éléments proviennent, comme chez les Chlorophycées, d'une « aggrégation » partielle de l'extrémité des grandes vacuoles ; selon P. DANGEARD (1932), ils peuvent s'étirer et devenir filamenteux.

La présence de métachromatine (ou volutine) dans ce vacuome est bien établie. Dès 1904, A. MEYER avait montré que les Diatomées contiennent des globules de volutine ; en 1916, P.-A. DANGEARD a établi que cette volutine est contenue dans le suc vacuolaire ; elle peut y être assez abondante pour lui donner la consistance d'une gelée. Elle peut aussi y former, spontanément, des inclusions globuleuses, ou allongées avec des bouts arrondis. Chez les Diatomées nues observées par BACHRACH et LEFÈVRE (1929), le vacuome paraissait entièrement

rempli par de tels globules métachromatiques, ainsi que j'ai pu le constater moi-même.

Il est incontestable que ces globules ont l'apparence de la leucosine. Cela ne prouve nullement qu'ils soient formés de la même substance. Nous avons en effet observé chez les *Stigeoclonium*, selon les espèces, deux sortes d'inclusions vacuolaires, les unes uniquement formées de colloïdes métachromatiques, les autres riches en substances d'une autre nature, et qui pourtant avaient même aspect. On ne pourra donc admettre l'existence de véritables globules de leucosine chez les Diatomées, existence annoncée par KORSHIKOW en 1930, que lorsqu'on aura montré que les inclusions observées chez ces Algues ne sont pas uniquement formées de métachromatine, puisqu'il est inexact que leucosine et métachromatine soient identiques.

III.

VACUOME ET INCLUSIONS REFRINGENTES DES HETEROKONTES.

La cellule des Hétérokontes renferme toujours un vacuome métachromatique typique, et souvent des inclusions d'aspect très varié, au sujet desquelles règne, dans la littérature scientifique, la plus grande confusion.

Dès 1856, DERBÈS et SOLIER avaient observé des corpuscules réfringents dans la cellule des *Tribonema*. En 1897, BOHLIN fit de ces corpuscules une étude détaillée, d'où il conclut qu'il devait s'agir de granules lipidiques. Le travail de BOHLIN fut repris par MISS POULTON (1925), qui fit porter ses recherches non seulement sur les Tribonèmes, mais sur beaucoup d'autres espèces d'Hétérokontes, appartenant à des groupes variés. Comme BOHLIN, l'auteur conclut que les inclusions réfringentes de ces Algues sont probablement lipidiques; et en distingue trois catégories : 1° des gouttes d'huile typiques, plus ou moins grosses; 2° des fins granules oléagineux, très répandus; 3° chez les Tribonèmes seulement, des corps anguleux blanchâtres, semi-opaques et semi-solides. Ces diverses inclusions représenteraient les premiers produits visibles de la photosynthèse: celle-ci engendrerait des hexoses solubles, que BLACKMANN (1900) a pu extraire des Tribonèmes, mais ces sucres seraient presque immédiatement transformés en lipides, et ce fait serait en relation avec l'abondance de la xanthophylle dans les plastes. LEBLOND (1928) croit que les granules réfringents des Tribonèmes

représentent un état particulièrement visible des micelles du cytoplasme colloïdal, opinion qui n'a aucune chance d'être acceptée; il dit que leur apparition précède la formation des spores. Avec PASCHER (1921, 1925, 1930 et 1932) la question s'éclaircit un peu. Les espèces les plus diverses, observées par cet auteur, contiennent trois catégories d'inclusions : 1° des globules d'huile et de graisse, lipidiques (*Öl- und Fett-tropfen*); 2° des inclusions réfringentes de nature indéterminée, souvent en bâtonnets et d'aspect plus ou moins cristallin (*stark lichtenbrechenden, kristallähnlichen Körperchen*), qui, chez beaucoup d'espèces, disparaissent lors de la division cellulaire; 3° enfin, chez certaines espèces, des globules de leucosine. E. HAWLITSCHKA (1932) décrit de même, chez *Tribonema* : 1° des globules d'huile, osmiophiles et soudanophiles; 2° de fins granules réfringents, qu'elle trouve insolubles dans l'acide sulfurique, et croit formés de sulfate de chaux; 3° enfin, des globules de métachromatine (ou vultine), donnant la réaction de A. MEYER, mais peu nets et difficiles à observer sur le vivant.

On remarquera que ces auteurs ne précisent pas si les inclusions qu'ils observent sont situées dans le vacuome, ou dans le cytoplasme. C'est pourtant là une distinction importante. Ils ont tous étudié les *Tribonema*, et aucun ne paraît avoir remarqué l'existence, chez ces Algues, d'inclusions tannifères comparables aux « physodes » des Phéophycées, et colorables vitalement, avec une extrême facilité, en bleu franc, par le bleu de crésyle. P.-A. DANGEARD (1916) avait cependant observé ces physodes et leur coloration. Or, leur méconnaissance peut conduire à de singulières erreurs. Ainsi MISS POULTON dit que les granules réfringents des *Tribonèmes* ne sont pas dissous par l'acide sulfurique mais se groupent en amas sous l'action de ce réactif. Or, quand on refait l'expérience sous le microscope, on constate que les granules en question sont détruits presque instantanément par les acides forts, mais que par contre les physodes, jusque là peu visibles, deviennent fortement réfringents. Comme ils sont généralement groupés en amas, on comprend quelle confusion l'auteur a pu commettre. C'est probablement par suite d'une confusion analogue que HAWLITSCHKA admet, elle aussi, que ces granules résistent à l'acide sulfurique concentré.

Quoi qu'il en soit, des travaux qui viennent d'être résumés il paraît résulter que la cellule des Hétérokontes peut renfermer : 1° des globules lipidiques typiques parfois carotinifères, soudanophiles et osmiophiles; 2° chez les *Tribonèmes* seulement, des inclusions lipidiques anguleuses, semi-opaques et semi-solides; 3° chez presque toutes les espèces, des granules ou des bâtonnets réfringents, plus ou moins cristallins, de nature inconnue : ils seraient lipidiques selon POULTON, ou, au contraire, formés de sulfate de chaux d'après HAWLITSCHKA; PASCHER y voit un produit d'excrétion; 4° enfin des globules de leucosine (PASCHER) ou de vultine (HAWLITSCHKA).

2. Vacuome et inclusions réfringentes des *Tribonema*.

En 1930, j'ai publié une étude préliminaire de la cytologie des *Tribonema*, et reconnu l'existence, dans chaque cellule, outre le cytoplasme fondamental, les plastides, les chondriosomes et le noyau (ou les noyaux, car les cellules binucléées sont fréquentes), de quatre catégories d'éléments figurés: 1° des phycolides; 2° des vacuoles méta-chromatiques volumineuses; 3° dans ces vacuoles, un « sable vacuolaire » correspondant aux granules et aux bâtonnets réfringents des auteurs; 4° dans le cytoplasme, des globules lipidiques typiques. Cet inventaire était incomplet: nous allons le reprendre, en réservant pour le chapitre suivant la question des phycolides. J'espère ainsi apporter quelque clarté dans la connaissance du contenu cellulaire, si complexe, des Hétérookontes.

a. Les *plastides lipidiques*, toujours logés dans le cytoplasme, soit dans la région périnucléaire, soit à la jonction des traçées inter-vacuolaires et du cytoplasme pariétal, sont très inégalement développés selon les conditions de vie. Ils disparaissent peu à peu quand l'algue est maintenue à l'obscurité. La fig. 4, pl. 26, les représente avec leur aspect typique et un développement moyen. En 3, ils sont plus gros et plus nombreux, et prennent des formes polycycliques épaissies: on reconnaît alors les corps lipidiques anguleux de Moss (1927).



Fig. 20. *Tribonema hamatum* (Ag. Desh. et Set.). — a, b, c, noyaux et plastides; — d, granules situés au lieu de repos; — e, noyau et plastides; — a, noyau; — c, vacuoles; — d, sable vacuolaire; — e, phycolides, granules et bâtonnets réfringents.

crésyle), rarement globuleux (bleu de crésyle). Les fig. *h*, *i* et *j*, pl. 20, donnent quelques uns de ces aspects. Quand le bain est légèrement alcalin, la coloration est plus facile, et on obtient, avec le bleu de crésyle, de belles endochromidies sphériques, pourprées. Ces endochromidies peuvent se transformer en bouquets d'aiguilles rouges; elles ont alors tout à fait l'aspect de celles que nous observerons plus loin chez les Phéophycées. En outre, *le suc vacuolaire possède des affinités certaines pour le bleu d'indophénol naissant (NAD1)*, qui peut lui communiquer une teinte violacée et y faire flocculer des endochromidies arrondies.

Les colloïdes métachromatiques paraissent particulièrement abondants dans les vieilles cultures, où les cellules sont bourrées d'inclusions lipidiques et ne se divisent plus, et où on n'observe plus de phytosodes tannifères. Ces colloïdes donnent alors les réactions classiques de la volutine, qu'on ne peut pas obtenir dans les cellules actives. *Les colloïdes métachromatiques semblent donc jouer, comme les lipides, le rôle de réserves, qui s'accumulent quand l'activité végétative des cellules cesse.*

Le vacuome des zoospores et des aplanospores (fig. 27) se rattache au même type que celui des cellules végétatives. Dans les akinètes, au contraire, corrélativement au grand développement des inclusions lipidiques, le vacuome est réduit à quelques vacuoles métachromatique de petite taille, dans lesquelles le bleu de crésyle fait flocculer des endochromidies pourprées (*e*, pl. 20); il peut même se réduire à des granules métachromatiques épars entre les globules gras. *Comme dans les graines oléagineuses, l'accumulation de lipides paraît donc corrélative d'une déshydratation du contenu cellulaire.*

c) Les inclusions mobiles dans le suc vacuolaire sont de deux sortes : 1° des *granules réfringents*, souvent en forme de bâtonnets (*a*, pl. 20), qui constituent le « sable vacuolaire » ; 2° des *sphérules vacuolaires*, beaucoup moins réfringentes.

Le *sable vacuolaire* peut présenter un aspect nettement cristallin, mais la fig. *k*, pl. 20, montre qu'il a aussi fréquemment un aspect concrétionné, avec bouts et angles arrondis. Généralement incolore, il est parfois légèrement teinté de jaune brun, peut-être parce qu'il a fixé secondairement des tannoïdes. Il est formé de grains de tailles très inégales. Quant à ses propriétés chimiques, il est très comparable à celui des (Edogones).

Il n'est pas formé de colloïdes métachromatiques, car il n'a aucune affinité pour le rouge neutre ou le bleu de crésyle; les endochromidies peuvent l'enrober sans qu'il se colore (*k*, pl. 20). Il n'est pas non plus formé de lipides, ni de tannoïdes; l'acide osmique ni le bleu d'indophénol naissant ne le colorent, et il n'est pas soudanophile; il est insoluble dans l'alcool et, après déshydratation à l'alcool absolu, dans le toluène ou dans l'éther. Il ne donne pas les réactions des protides: l'acide azotique le dissout sans le colorer; après imprégnation au sulfate de cuivre, les alcalis le dissolvent sans le colorer; le réactif de Millon paraît le respecter, au moins relativement, mais ne le colore pas. Il faut être cependant très réservé dans l'interprétation de ces résultats. Il n'est pas formé de carbonate ni de phosphate de chaux, car l'acide acétique, et l'acide chlorhydrique dilué, le respectent; il n'est pas non plus constitué par du sulfate de chaux, contrairement à ce que dit HAWLITSCHKA, car l'acide sulfurique, l'acide azotique et l'acide nitrique concentrés le dissolvent presque instantanément. Sa solubilité totale dans l'acide sulfurique montre d'ailleurs qu'il n'est pas calcique. Ainsi très soluble dans les acides forts concentrés, et insoluble dans les acides forts dilués (HCl) ou les acides faibles (ac. acétique), il est de plus insoluble dans l'eau, même à l'ébullition, et par contre remarquablement soluble dans la potasse ou la soude, même très diluées (potasse à 5 0/00). L'eau de Javel le dissout instantanément, à cause de son alcalinité, non de son pouvoir oxydant (il résiste à l'eau oxygénée et à l'eau bromée). Par contre, il ne se dissout pas dans l'ammoniaque. Il ne paraît avoir d'affinités pour aucun colorant; l'iode le laisse intact et incolore.

Comme dans le cas des Edogones, on peut se demander s'il ne s'agit pas d'un hydrate de carbone assez voisin du paramylon, qui présente à peu près les mêmes caractères de solubilité vis-à-vis de l'eau, des acides et des alcalis. J'ai essayé de le démontrer de la façon suivante.

Si on fait bouillir des Tribonèmes dans une solution de soude, qui dissout le sable vacuolaire, qu'on maintienne un contact de 3 heures à froid après l'ébullition, puis qu'on filtre, on obtient un liquide jaune-verdâtre clair qui ne réduit pratiquement pas la liqueur de Fehling. Si on neutralise ce liquide avec de l'acide chlorhydrique, on voit s'y former un précipité, qui se redissout quand on acidifie davantage. Ayant ainsi acidifié, si on fait bouillir quelques instants, puis qu'on alcalinise, on obtient un liquide qui, malgré la dilution réalisée, réduit nettement la liqueur de Fehling. La soude a donc extrait des Tribonèmes un glucide, peu soluble en milieu neutre ou légèrement acide, soluble en milieu fortement acide, hydrolysable par l'acide chlorhydrique à l'ébullition, et donnant par hydrolyse un sucre réducteur. Si on recommence la même expérience en remplaçant la soude par de l'ammoniaque, qui ne dissout pas le sable vacuolaire, on constate au contraire qu'aucun glucide hydrolysable n'a été extrait des Tribonèmes. On peut en outre constater: 1° qu'une décoction de Tribonèmes dans la soude, sans hydrolyse ultérieure, ne réduit presque pas la liqueur de Fehling; 2° qu'une décoction dans l'acide chlorhydrique concentré, qui dissout le sable vacuolaire et hydrolyse les glucides, réduit nettement, après

alcalinisation, la liqueur de Fehling. Il y a donc des présomptions pour que le sable vacuolaire soit formé par un glucide hydrolysable. La chose n'est cependant pas démontrée, parce que le glucide observé dans nos expériences peut parfaitement provenir des membranes pectiques des cellules.

Les *sphérules vacuolaires* ne sont pas non plus colorables vitalemment par le rouge neutre ou le bleu de crésyle, bien qu'elles puissent servir de noyau aux endochromidies; elles ne sont ni osmiophiles, ni soudanophiles; l'alcool et l'éther ne les dissolvent pas; la solution iodo-odurée, l'eau iodée, l'acide picrique et (après fixation au sublimé acétique, qui les respecte) l'éosine, l'hématoxyline ou l'hémalum ne les colorent pas; l'acide acétique glacial les respecte, l'acide monochloracétique, plus fort, les dissout très lentement, en même temps que le sable vacuolaire; par contre, comme le sable vacuolaire, les alcalis, même très dilués, les dissolvent presque instantanément. Elles ont donc sensiblement les propriétés du sable vacuolaire, dont elles diffèrent surtout parce qu'elles sont solubles dans l'ammoniaque. Or, elles paraissent formées de la même substance que le sable vacuolaire, sous une autre forme. La fig. k, pl. 20, montre en effet que ces sphérules sont souvent attachées à des grains du sable vacuolaire et que, en règle générale, aux plus petits grains sont fixés les plus grosses sphérules, comme si la substance du grain se transformait en sphérule, ou réciproquement. Souvent aussi, la sphérule a une forme d'haltère ou de besace, et elle est attachée au grain par sa région étranglée, comme si la formation de substance sphérulaire s'effectuait simultanément aux dépens de deux régions voisines du grain.

Nous concluons donc ainsi : *sable vacuolaire et sphérules vacuolaires paraissent représenter deux états d'une même substance, peut-être glucidique, accumulée dans le vacuome.*

Le rôle physiologique de cette substance est énigmatique. Après neuf semaines de séjour à l'obscurité, le sable vacuolaire était encore assez abondant dans les cellules: il ne s'agit donc pas d'une substance de réserve facilement utilisable, comme les lipides par exemple. Si LEBLOND a vu ce sable apparaître dans la phase qui précède la sporulation, ceci ne constitue pas une règle générale, car j'ai toujours observé les cellules sporulantes dépourvues d'inclusions vacuolaires. Les aplanospores (fig. 27), et même parfois les akinètes peuvent posséder du sable vacuolaire: mais ici encore, c'est presque l'exception, et en règle générale ils en sont dépourvus.

d) *Les éléments pseudo-vacuolaires globuleux.* — A côté des vacuoles typiques, beaucoup de filaments de *Tribonema* (mais non pas tous) renferment, à peu près dans toutes leurs cellules, de curieuses inclusions cytoplasmiques qui, par leurs propriétés, rappellent les éléments du vacuome.

Sous un premier aspect, ce sont des sphères homogènes, dont la réfringence rappelle celle de chondriosomes très visibles. Leur taille, variable, peut approcher de celle du noyau. Elles se déplacent dans le cytoplasme pariétal ou dans les travées intervacuolaires (*f*, pl. 20), entraînées par les mouvements de cyclose.

Sous un second aspect (*h* et *i*, pl. 20), elles sont beaucoup plus visibles, parce qu'elles contiennent des corps brillants, vaguement cristallins, incolores, d'abord très petits, puis volumineux, animés de mouvements browniens, et rappelant beaucoup le sable vacuolaire. L'agitation de ces corps montre que le contenu de l'élément globuleux qui les renferme est entièrement liquide, et il est impossible de reconnaître à sa périphérie une enveloppe particulière de quelque épaisseur, distincte du cytoplasme banal.

Sous un troisième aspect, beaucoup plus rare (*j*, pl. 20) ces éléments globuleux renferment encore des inclusions réfringentes, mais qui paraissent liquides. Elles sont sphériques; d'abord nombreuses, elles finissent par se réunir en une seule masse, qui occupe presque tout le volume de l'élément vacuolaire. On constate aisément que les éléments à grosse inclusion sphérique ne sont pas toujours distribués au hasard dans les cellules: dans certains filaments, chaque cellule en renferme un seul bien développé, logé dans l'une des extrémités, toujours la même, du corps cellulaire, qui paraît ainsi polarisé.

La *substance fondamentale* de ces éléments est caractérisée, quel que soit l'aspect réalisé, par *sa grande labilité*, qui en rend l'étude extrêmement difficile, et par *ses analogies chimiques avec le suc vacuolaire*.

Le bleu de crésyle, en bain alcalin, les colore vitalement en violet: en bain acide, il y fait flocculer des endochromidies parfois globuleuses, plus généralement en aiguilles ou en oursins, comme dans les vacuoles banales (*i*, pl. 20); de même le rouge neutre y fait apparaître des endochromidies en bâtonnets, parfois flexueuses (*h* et *j*, pl. 20). Le bleu d'indophénol naissant, qui a des affinités pour le suc vacuolaire, colore la substance fondamentale des éléments globuleux en bleu, ou y fait flocculer des endochromidies arrondies, violettes.

L'action des réactifs fixateurs permet de se rendre compte de la *labilité* de cette substance. Il faut suivre les phénomènes sous le microscope. Les vapeurs d'acide osmique sont sans action, ce qui prouve que cette substance n'est ni lipidique, ni tannoïde. L'action de l'eau iodée est assez capricieuse: souvent on voit un précipité se former, puis disparaître, dans les éléments globuleux, qui ne se colorent pas. Le formol conserve à peu près ces éléments, du moins tant que son action ne se prolonge pas. L'acide picrique et le bichlorure de mercure, au contraire, les détruisent: un précipité granuleux incolore apparaît dans cha-

que élément, puis celui-ci se dilate et se déforme, et finalement éclate; le précipité se répand alors dans les vacuoles banales, où il se perd. L'alcool a une action à peu près semblable. La soude diluée et l'ammoniaque n'altèrent que fort peu les éléments globuleux étudiés ici.

A défaut de réactions plus précises, à peu près impossibles à obtenir sur des objets aussi peu résistants, la précipitation par l'alcool, l'acide picrique et le sublimé paraissent indiquer que ces éléments sont riches en composés *albuminoïdes*.

Les *inclusions cristalloïdes* que, sous leur second aspect, très fréquent, renferment ces éléments, rappellent le sable vacuolaire par leur absence d'affinités pour le rouge neutre, le bleu de crésyle et le bleu d'indophénol naissant. Il en va tout autrement des *inclusions réfringentes globuleuses*, qui caractérisent le troisième aspect.

Le rouge neutre les colore vitalement en rouge, lentement, mais intensément, tandis que des endochromidies floclent dans la substance fondamentale de l'élément pseudo-vacuolaire qui les contient. Par contre, je n'ai pas pu obtenir avec netteté leur coloration par le bleu de crésyle. Le bleu d'indophénol naissant leur communique une teinte bleue intense, et les vapeurs d'acide osmique les brunissent, comme s'il s'agissait d'inclusions lipidiques ou tannifères; il n'en est cependant rien, car ces corps ne sont ni soudanophiles, ni colorables par le mélange d'acétate de cuivre et de formol. Ils ne sont pas éosinophiles; quand on essaye la réaction xantho-protéique, ils disparaissent sans se colorer: la présence de protides dans leur composition n'est donc pas établie. La solution iodo-iodurée, appliquée soit directement, soit après traitement d'une heure par l'acide sulfurique ou la soude dilués ne les colore pas. Les acides faibles, les acides forts dilués et les alcalis dilués les conservent; on les retrouve inchangés après fixation au sublimé, puis lavage à l'alcool iodée, ou après fixation au liquide de Bouin, puis lavage à l'alcool à 70°. Le formol les conserve également; par contre l'alcool, employé seul, sans fixation préalable, les altère, en y déterminant la formation d'un précipité, ou la ségrégation d'une masse de forme irrégulière. On peut en conclure que leur substance est coagulable, avec contraction et synérèse, par l'alcool, et au contraire sans altération visible par le sublimé, les constituants du liquide de Bouin, ou le formol. Cela doit faire supposer la présence de protides. Enfin, après fixation au sublimé ou au Bouin (beaucoup moins après fixation à l'alcool, et surtout au formol). l'hémalum les colore en violet, l'hématoxyline ferrique (selon la technique de MALLORY: mordancage au perchlorure de fer) en noir, tandis qu'ils fixent, avec une coloration violette, le bleu polychrome, et résistent ensuite à la différenciation au glycerinether. On pourrait donc être tenté de les rapprocher de la métachromatine, mais après essai de la méthode de MEYER (bleu de méthylène, acide sulfurique dilué) on les retrouve incolores, les physodes seuls demeurant colorés. Il est donc impossible de préciser leur véritable nature. On doit seulement noter que d'un côté ils rappellent les lipides (bleu d'indophénol, acide osmique), tandis que de l'autre ils font penser aux protides et à la métachromatine.

Que sont les éléments globuleux dont nous venons de décrire la substance fondamentale et les inclusions ? D'après leurs propriétés, j'ai d'abord été tenté d'y voir des vacuoles spécialisées, chargées d'une substance sans doute protéique, qui leur donne une réfringence supérieure à celle des vacuoles banales, et leur assure une forme sphérique. Malgré quelques différences (notamment la résistance aux alcalis dilués), on pourrait, dans une certaine mesure, assimiler de telles vacuoles à des globules de leucosine. Mais l'étude de leur mode de formation m'a conduit à une conception toute différente. J'ai en effet pu constater les deux fait suivants :

a) Ces globules apparaissent d'abord, dans les cellules, comme des excroissances incolores de la face interne des chloroplastes (a, b et d, fig. 28; g, pl. 20) ;

b) On peut observer de gros globules sphériques, par ailleurs tout à fait typiques, contenant soit des masses chlorophylliennes en voie d'altération, soit, au terme de cette altération, des amas de granules bruns carotinoïdes (c, fig. 28).

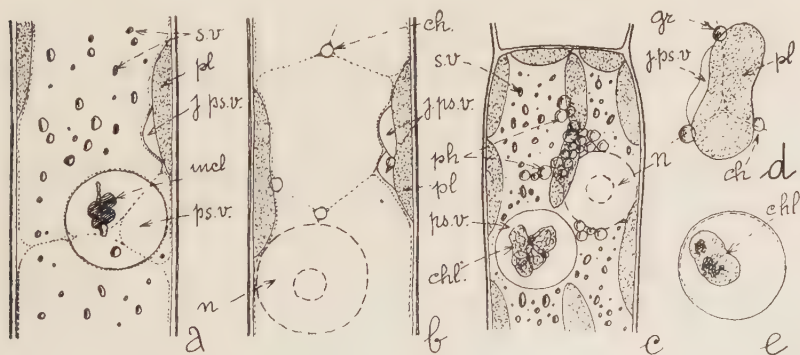


Fig. 28. *Tribonema bombycinum* (Ag.) Derb. et Sol. — Globules pseudo-vacuolaires. a, b et c: cellules possédant de tels globules; d: jeune globule sur le flanc d'un plaste; e: globule contenant une masse chlorophyllienne en voie de désorganisation. n.: noyau; pl: plastes; ch.: chondriosomes; s. v.: sable vacuolaire; ph: physodes; gr.: globules lipidiques; ps. v.: globules pseudo-vacuolaires; j. ps. v.: jeunes globules pseudo-vacuolaires, encore accolés à des plastes; incl.: inclusions réfringentes dans les globules pseudo-vacuolaires; chl.: masses chlorophylliennes d'abord vertes, devenant brun orangé en se désorganisant dans certains des globules pseudo-vacuolaires.

Comme la morphologie des globules pseudo-vacuolaires, leur fréquence, et le parfait état des cellules qui les renferment, ne laissent

guère supposer qu'il s'agisse de parasites détruisant les chloroplastes, comme d'autre part ce n'est que dans quelques cultures seulement que j'ai observé des corps bruns et des corps chlorophylliens dans ces globules, je pense pouvoir interpréter les faits précédents de la façon suivante, sans me dissimuler que ce n'est guère là qu'une hypothèse. Les corps pseudo-vacuolaires seraient en réalité, comme leur réfringence semble d'ailleurs l'indiquer, de nature leuco-plastique, et dérivés des chloroplastes. Ils se formeraient habituellement par prolifération et bourgeonnement du substrat mitochondrial de ceux-ci. Dans certains cas, ce substrat tout entier se transformerait en un globule pseudo-vacuolaire, au sein duquel les pigments chlorophylliens formeraient des masses vertes, puis des corps bruns, comme cela peut se produire, selon BAKER (1933) dans les plastes, plus ou moins morcelés et dépigmentés, de certains Euglènes. Un commencement de preuve est donné à cette conception par le fait que les globules pseudo-vacuolaires, dans la mesure où les fixateurs ne les détruisent pas, sont colorés, avec les chloroplastes et les chondriosomes, par l'hématoxyline ferrique.

2° *Vacuome et inclusions réfringentes des autres Hétérokontes.*

Un coup d'œil rapide jeté sur les autres Hétérokontes montre que leur contenu cellulaire peut être ramené à trois types :

a) Le type « chrysophycéen », comparable à celui des Chrysomonadines. Il comporte un vacuome plutôt réduit, souvent formé d'une seule vacuole, qui peut constituer un globule de leucosine, et de petits globules lipidiques surtout abondants à la périphérie du corps cellulaire. Il est réalisé chez les *Chlorochromonas*, et chez les *Monas* qui s'y rattachent (fig. 18, page 142).

b) Le type « cellule végétative de Tribonème », avec vacuome aqueux volumineux, et globules lipidiques assez peu développés. On l'observe chez les *Ophiocytium*, dont les vacuoles sont ordinairement chargées de sable vacuolaire (fig. 29). Chez les *Mischococcus* (fig. 20, page 152) les vacuoles sont sphériques, et le sable vacuolaire réduit à quelques granules allongés, contre lesquels flocculent les endochro-

midies métachromatiques. J'ai pu vérifier que les colloïdes métachromatiques contiennent de la métachromatine proprement dite. En dehors des vacuoles, le cytoplasme renferme des inclusions réfringentes difficiles à étudier : un ou deux globules d'huile, typiques, et des corps de forme plus irrégulière, qui ne sont peut-être que des grains de sable vacuolaire sortis, en apparence, des vacuoles.



Fig. 29. *Ophiocytium* sp., coloré vitalement au bleu de crésyle. — *n.*: noyau; *pl.*: plastides; *v.*: vacuoles avec sable vacuolaire; *ph.*: phycocyanes colorés en bleu; *gr.*: globules lipidiques.

c) Le type « akinète de Tribonème », où l'abondance d'inclusions lipidiques accompagne une grande réduction du vacuome, c'est-à-dire, comme dans les graines oléagineuses, une déshydratation du contenu cellulaire. Ce type est réalisé chez les *Botryococcus* (fig. 18, page 142), où les vacuoles métachromatiques, fort peu développées, donnent des endochromidies typiques, et où les globules lipidiques sont très souvent carotinifères. On le retrouve chez les *Characiopsis*, où les inclusions réfringentes qui encombrant le cytoplasme sont nettement de deux sortes : des globules d'huile typiques, sphériques, souvent carotinifères, et des corps incolores plus petits, généralement allongés.

3° Conclusions

En résumé, les inclusions réfringentes qu'on observe dans les cellules des Hétérokontes sont de deux sortes :

a) *Inclusions du suc vacuolaire*, non formées de métachromatine.

Ce sont les granules du *sable vacuolaire*, que peuvent accompagner de petits *globules vacuolaires* moins réfringents, mais paraissant avoir sensiblement la même nature chimique;

b) *Inclusions cytoplasmiques lipidiques*, les unes globuleuses (gouttes d'huile, que la pression des vacuoles peut rendre polyédriques), les autres en granules ou en bâtonnets courts à bouts arrondis. Les gouttes d'huile peuvent être carotinifères.

Quant aux globules de *leucosine*, il est possible que certaines espèces en soient effectivement pourvues, mais ce qu'on pourrait considérer comme tels chez les Tribonèmes paraît en réalité dépendre plutôt du plastidome.

IV.

VACUOME DES PHEOPHYCEES.

a) *La disposition fondamentale du vacuome des Phéophycées* est la disposition *spumeuse*, décrite par CRATO, et que nous avons déjà rencontrée chez les Tribonèmes. Une Phéophycée filamenteuse, comme *Pylaiella littoralis*, par exemple, ne renferme pas dans chaque cellule deux vacuoles polaires séparées par un pont cytoplasmique au niveau du noyau, mais un système de vacuoles alvéolaires, séparées par les minces travées cytoplasmiques disposées en réseau, qui relie le cytoplasme périnucléaire au cytoplasme pariétal. Le *type à vacuoles polaires* n'est cependant pas inconnu chez les Phéophycées : c'est lui qu'on observe, par exemple, dans les hyphes de la moëlle des Laminaires (*L. saccharina*, g, pl. 32, et *L. Cloustonii*, a à d, pl. 35).

b) Le suc vacuolaire peut être coloré vitalement par le rouge neutre et le bleu de crésyle, vis-à-vis desquels il se révèle colloïdal et alcalin (teinte violette avec le bleu de crésyle).

Cette coloration est manifestement gênée par la présence de physodes, également colorables, mais à contenu acide. J'ai en effet montré (1933) que le passage des colorants vitaux usuels à travers le cytoplasme ne s'effectue bien que d'un milieu alcalin vers un milieu acide. Il s'ensuit que, chez les Phéophycées, les colorants vont aux physodes, acides, plutôt qu'aux vacuoles alcalines. On

peut effectivement voir, sous le microscope, les vacuoles se colorer, puis céder leur colorant aux physodes voisins. Chez les Laminaires et les *Desmarestia* on peut observer des cellules dépourvues de physodes acides : en conséquence, la coloration de leur vacuome est particulièrement facile. Les thalles de *Desmarestia Dudresnayi* parasités par un Ectocarpe, comme c'est généralement le cas à Roscoff, en fournissent une jolie démonstration : après action du bleu de crésyle, dans l'Ectocarpe, seuls les physodes, très développés, sont colorés ; dans les cellules du *Desmarestia*, dépourvues de physodes acides, les vacuoles au contraire ont pris une teinte violet-pourpre intense. Toutefois, il semble que ce résultat ne soit pas uniquement lié à l'absence de physodes acides, car le suc vacuolaire des *Desmarestia* paraît particulièrement riche en colloïdes métachromatiques.

La coloration du vacuome par le bleu de crésyle est souvent masquée, comme chez les Algues vertes, par les phénomènes de réduction dont la cellule est le siège, entre lame et lamelle, au cours des observations.

c) *Les endochromidies des Phéophycées* flocculent, sous l'action du bleu de crésyle, sous la forme de globules ou de granules irréguliers violets, qui ne tardent pas à se transformer en oursins d'aiguilles cristallines pourprées ou rougeâtres. Elles ne sont jamais très abondantes, et se forment tardivement. La fig. b, pl. 31, montre leurs aspects chez *Laminaria flexicaulis*; on les retrouve en b' et h, pl. 33, chez *L. saccharina*. Elles peuvent aussi consister en filaments flexueux accolés à la paroi de la vacuole (g, pl. 32). Elles ne se forment pas sous l'action du rouge neutre.

J'ai écrit ces endochromidies chez *Pylaiella littoralis* en 1927. G. MANGENOT, de son côté, en a donné en 1928 une interprétation : elles témoigneraient de la présence, dans le suc vacuolaire, d'iodures, qui précipiteraient en se combinant au bleu de crésyle. La chose est théoriquement possible. Toutefois, on doit remarquer que les endochromidies des Ulves sont assez semblables, bien qu'on puisse s'assurer aisément que ces Algues vertes sont dépourvues d'iodures, ainsi que me l'a montré E. CHEMIN. Encore plus semblables sont les endochromidies des Tribonèmes, et ces algues non plus ne sont pas iodifères. Quant à la présence de métachromatine, A. MEYER n'en a pas décelé chez les Phéophycées, et je n'ai pu non plus en mettre en évidence dans leurs vacuoles.

En résumé, les colloïdes vacuolaires des Phéophycées paraissent généralement assez peu abondants, et leur identité avec la métachromatine, ou volutine, n'est pas établie. Les endochromidies de ces Algues ont des caractères remarquables, mais il n'est pas non plus établi de façon suffisante que la présence d'iodures soit seule responsable de leur formation. Notons ici que *Desmarestia ligulata* et *D. Dudresnayi* ont au contraire des vacuoles souvent riches en colloïdes

vacuolaires, qui peuvent flocculer sous forme d'endochromidies d'aspect normal.

d) Il est rare de trouver des *inclusions préformées* dans le vacuome des Phéophycées. J'ai décrit, en 1927, des globules probablement phénoliques, distincts des physodes, dans celui des *Sphacelaria* et des *Cladostephus*, et en 1930, des granules assez semblables dans les vacuoles des cellules initiales des poils de *Dictyopteris polypodioides*. J'ai observé depuis des cristaux incolores dans les vacuoles des cellules épidermiques des Laminaires : cristaux cubiques ou parallélépipédiques, dont on verra l'aspect en *a*, pl. 34, chez *L. Cloustonii*.

e) On observe souvent, chez les Phéophycées comme chez les autres Algues, que, dans une même cellule, les différentes vacuoles sont inégalement colorables par le rouge neutre ou le bleu de crsyle. Cela conduit à envisager la question des *vacuoles spécialisées réfringentes*, dont j'ai montré l'existence, chez les *Desmarestia*, en 1931.

En *a*, pl. 27, on voit deux cellules superficielles d'un thalle de *Desmarestia viridis* contenant chacune une grosse vacuole globuleuse, beaucoup plus réfringente que les autres. Toutes les cellules superficielles ne possèdent pas une telle vacuole spécialisée; elle fait défaut dans la cellule figurée en *b*.

Chez *Desmarestia Dudresnayi*, les cellules superficielles renferment aussi très souvent une vacuole beaucoup plus grosse et plus colorable que les autres (*b*, pl. 28), mais sans avoir la réfringence caractéristique des véritables vacuoles spécialisées. Par contre, les hyphes et les grosses cellules vésiculeuses du tissu cortical renferment des vacuoles spécialisées, tout à fait typiques, remarquables, dans beaucoup de cas, par leur grande taille. La fig. *i*, pl. 28, en donne quelques aspects : on y voit que la grosse vacuole réfringente peut occuper soit la zone équatoriale, soit l'une des moitiés polaires de chaque cellule vésiculeuse ou de chaque cellule d'hyphe. On y constate aussi qu'elle peut être flanquée de vacuoles spécialisées réfringentes secondaires, beaucoup plus petites. En *c* et en *h*, on observe d'autre part, dans des hyphes, des vacuoles réfringentes qui, par leur taille, ne diffèrent pas des vacuoles banales au milieu desquelles elles sont dispersées.

Des vacuoles spécialisées tout à fait semblables se retrouvent chez *Desmarestia ligulata* (*a*, pl. 28),

Quand on fait une coloration vitale au rouge neutre ou au bleu de crésyle, en dehors des physodes, il n'y a guère que les vacuoles spécialisées qui se colorent. C'est par suite d'une confusion avec certains états des physodes que j'avais admis, dans ma note de 1931, qu'on colorait aussi avec intensité les plus petits éléments du vacuome banal. La partie non réfringente du vacuome est donc fort peu avide de colorants vitaux. L'examen de nos figures montrera que l'existence de cette partie non réfringente ne saurait pourtant être mise en doute, puisqu'on peut parfaitement observer les travées cytoplasmiques qui la cloisonnent. D'ailleurs, on arrive parfois à colorer certains éléments de ce vacuome banal. On peut aussi, par suite de l'instabilité cytoplasmique qui se manifeste au cours des colorations vitales, voir flotter dans leur cavité des vésicules d'instabilité typiques, complètement libres. Ces vésicules paraissent être simplement des petites vacuoles qui se sont détachées, avec le cytoplasme qui les enveloppe, et sont tombées dans la cavité des grandes. Elles peuvent venir se fixer de nouveau au cytoplasme pariétal.

Les vacuoles spécialisées sont métachromatiques vis-à-vis du bleu de crésyle. Cela mis à part, le vacuome des cellules qui les possèdent est identique à celui des cellules de certaines plantes supérieures, également pourvues de vacuoles spécialisées, décrites par G. MANGENOT (1927). Chez les plantes supérieures, ces vacuoles sont tannifères; chez les *Desmarestia*, j'ai montré que c'est dans leur suc que se localisent les sels acides (oxalates, malates et autres) qui donnent à ces Algues la saveur de l'Oseille. Déjà décrits par Crouan (1852), ces sels ont été récemment étudiés par KYLIN (1931). Il suffit de faire agir une solution de chlorure de calcium sur des cellules vésiculeuses colorées au rouge neutre pour voir se former, dans leurs vacuoles réfringentes, des cristaux d'oxalate et d'autres sels de calcium insolubles. Il va sans dire que ces vacuoles renferment d'autres substances que des sels d'acides organiques.

Enfin, les vacuoles réfringentes des *Desmarestia* sont instables. Sur le vivant, les travées cytoplasmiques qui les séparent du vacuome banal sont dans un perpétuel état de trémulation. Dès que la cellule meurt, ces travées disparaissent ou se perméabilisent, et le contenu du vacuome réfringent se répand dans le vacuome banal. La chose est particulièrement remarquable si la cellule est tuée par le chlorure de calcium, après coloration de sa vacuole spécialisée par le rouge neutre: on voit la coloration se répandre dans tout le corps cellulaire avant de disparaître, et les cristaux, qui ne se formaient d'abord que dans la vacuole réfringente, apparaissent dans le vacuome banal. Même les fixateurs les plus doux produisent cette disparition des vacuoles spécialisées: on n'en retrouve plus trace sur matériel fixé.

Il est remarquable que les Laminaires qui, à bien des égards, se rapprochent des *Desmarestia*, peuvent également posséder des vacuoles spécialisées réfringentes. J'en ai en effet observé de typiques chez *Laminaria Cloustonii*.

En *a* et *c*, pl. 35, on voit des hyphes de la zone médullaire ou périmédullaire dont une partie des vacuoles sont beaucoup plus réfringentes et plus colorables par le bleu de crésyle que les autres. Ces vacuoles spécialisées sont métachroma-

tiques. Il s'en faut de beaucoup que toutes les cellules des hyphes en soient pourvues. Les cellules vésiculeuses de l'écorce sont également pourvues de vacuoles spécialisées réfringentes : une ou deux, volumineuses et sphériques, dans chaque cellule (fig. 30). Mais ces vacuoles sont extrêmement labiles, aussi faut-il se hâter d'examiner les préparations si on veut avoir chance de les observer. Presque immédiatement, on les voit perdre leur sphéricité, et se contracter, tandis que leur turgescence diminue considérablement. En même temps, leur réfringence spéciale disparaît, et elles se perdent complètement dans le vacuome banal.

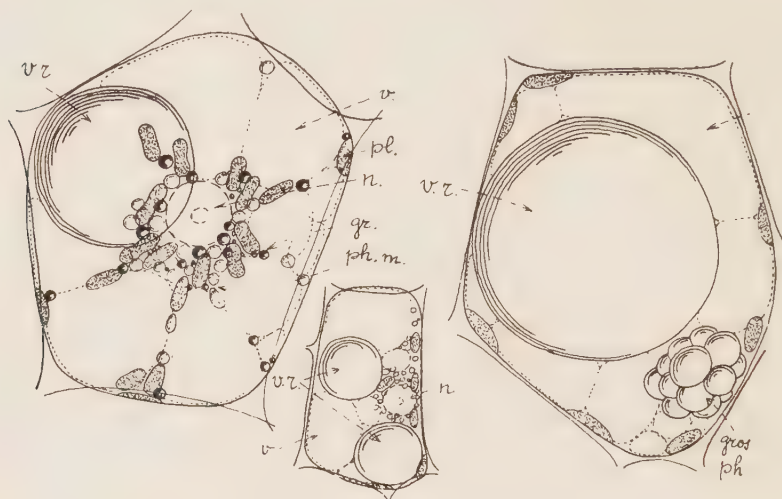


Fig. 30. *Laminaria Cloustoni* Edm. Cellules du tissu cortical profond, avec vacuoles spécialisées réfringentes *v. r.*, observées sans coloration (celle du milieu moins grossie que les autres). *n.*: noyau; *pl.*: plastes; *v.*: vacuoles ordinaires; *ph.*: physcides; *ph. m.*: physodes mitochondriaux globuleux; *gr.*: globules lipidiques.

Par leur réfringence, par leur métachromasie vis-à-vis du bleu de crésyle employé vitalement, et par leur grande labilité, les vacuoles spécialisées des Phéophycées ne sont pas sans rappeler beaucoup les globules de leucosine des Chysophycées. Mais il m'est impossible de dire s'il y a là davantage qu'une analogie, d'ailleurs très remarquable.

f) Pour être complet, rappelons encore que le vacuome des Phéophycées peut être « aggrégé » en très petits éléments vacuolaires sphériques. C'est le cas des hyphes réputées conductrices des Laminaires (*g*, *pl.* 30). L'aspect tout à fait spécial de leur vacuome laisse supposer qu'elles sont douées de fonctions physiologiques également spéciales. Or, dans les poils glanduleux des Droséracées, G. MANGENOT (1929) a montré que l'aggrégation du vacuome se produit quand les

cellules sont traversées par un flux de substances provenant de la digestion des insectes capturés. Il est donc possible que les hyphes des Laminaires ici envisagées soient effectivement parcourues par un flux matériel, nutritif ou autre.

Par contre, les cellules sécrétrices des tubes sécréteurs des Laminaires ont un vacuome normal (*i*, pl. 29, *h*, pl. 32, *e*, pl. 35) qui, par conséquent, ne doit pas jouer un rôle particulier dans leur fonctionnement.

P. DANGEARD (1930) a montré que, dans les cellules superficielles du thalle des Fucacées, le vacuome peut être représenté par de très fins granules métachromatiques. Le fait n'est pas général, car chez *Cystoseira ericoides*, ces cellules renferment des vacuoles petites et sphériques, mais néanmoins aqueuses, dans lesquelles le bleu de crésyle détermine la formation d'endochromidies en oursins (fig. 31, page 197).

Ce sont également de petites vacuoles aqueuses, généralement sphériques, que j'ai observées dans les cellules initiales du thalle des *Dictyota* et des *Sphacelaria*, et dans celles des poils des *Dictyopteris* et des *Myrionema* (*e*, pl. 22), ainsi que dans les zoospores des Phéosporées, comme on le voit chez *Ectocarpus tomentosus* (*b*, pl. 22), *Sporochnus pedunculatus* (*h*, pl. 23), *Pylaiella littoralis* (*i*, pl. 24), *Asperococcus bullosus* (*e*, pl. 26), et *Laminaria flexicaulis* (*i*, pl. 31). Les mêmes petites vacuoles se retrouvent dans les gamètes mâles et femelles, des *Cutleria* (fig. 22, page 155), et des Dictyotacées, et dans les oosphères et les œufs des Fucacées. Mais j'ai montré, en 1927, que le vacuome des spermatozoïdes des *Fucus* est réduit à un petit amas de fins granules métachromatiques, dont on peut suivre la formation, dans l'anthéridie, aux dépens des vacuoles aqueuses typiques.

CHAPITRE TROISIEME.

LES PHYSODES

Le cytoplasme des Phéophycées est caractérisé par l'existence de corpuscules spéciaux, connus depuis longtemps, auxquels CRATO (1892) a donné le nom de « *physodes* », que nous préférons, pour des raisons qui apparaîtront plus loin, à celui de « *grains de fucosane* » proposé, la même année, par HANSTEEN.

Sous leur forme classique, ce sont des corps incolores et assez réfringents, de taille et de forme variées, souvent très abondants, qui donnent les réactions classiques des tannoïdes, et plus particulièrement, comme l'a montré CRATO, celle de la phloroglucine (coloration rouge, rapide, avec la vanilline chlorhydrique). A la présence de tannoïdes, ils doivent aussi d'être osmioréducteurs, et de se colorer vitalement en bleu verdâtre sous l'action du bleu d'indophénol naissant. Dans les mêmes cellules, les vapeurs d'acide osmique communiquent aux lipides une teinte brun-jaune, différente de la teinte noire des physodes, tandis que le bleu d'indophénol naissant les colore plus lentement que ces derniers, et en violet, comme je l'ai montré en 1927. D'autre part, les physodes absorbent, avec la plus grande facilité, les colorants vitaux du vacuome. Le rouge neutre les colore en rouge rubis, le bleu de crésyle en bleu turquoise : leur contenu est donc acide. Ils sont ainsi faciles à mettre en évidence et à distinguer des autres éléments du contenu cellulaire : vacuoles et leurs endochromidies, pyrénoides, globules lipidiques, etc... Ils ne sont jamais inclus dans les phéoplastes, ni réellement fixés à leur surface ; par contre ils peuvent, par suite de l'instabilité cytoplasmique, tomber dans la cavité des vacuoles.

Les physodes ont depuis longtemps retenu l'attention des chercheurs. Sans faire un historique complet de la question, rappelons les faits essentiels.

1° *Constitution chimique.*

a) REINKE (1876) voyait dans les physodes des globules d'huile ou de graisse. Telle était aussi l'opinion de HANSEN (1793), puis de HÆNCKEL (1902). Ce dernier auteur pense toutefois qu'on a confondu sous une même rubrique des formations bien différentes, et que sa conclusion, valable pour les *Chordaria* qu'il étudie, ne saurait être généralisée. BRUNS (1894), tout en reconnaissant que les physodes contiennent de la phloroglucine, suppose que leur osmiophilie est due à la présence de lipides, et c'est encore ainsi que l'interprète LE TOUZÉ (1912), qui admet toutefois qu'elle peut dépendre aussi de la présence de tannins.

b) SCHMITZ (1882) fait faire un premier pas à la question en distinguant les physodes, libres dans le cytoplasme, et détruits par l'eau douce, l'alcool, l'acide picrique, etc... des corps réfringents élaborés par les phéoplastes. Il ne se prononce pas sur la nature des physodes, mais il voit dans les corps réfringents en question des grains d'un hydrate de carbone spécial, l'amidon « phéophycéen ». Ce prétendu amidon phéophycéen sera reconnu comme vraisemblablement protéique par BERTHOLD (1882 et 1886) ; KUCKUCK (1891) y verra des sortes de pyrénoides, opinion qui semble, d'après les données de la cytologie comparée, tout-à-fait justifiable, et que nous avons admise dans ce travail.

c) HANSTEEN, dans une série de travaux échelonnés de 1892 à 1900, reprend, en fait, la notion d'amidon phéophycéen, qu'il appelle « fucosane ». Mais il confond pyrénoides et physodes, et prend les premiers pour un état initial des seconds. D'où sa théorie : comme premier produit visible de la photosynthèse, les phéoplastes élaborent des grains d'un glucide, la fucosane ; ces grains deviennent ensuite libres dans le cytoplasme, qui les utilise pour ses besoins. Le sucre en $C^6H^{12}O^5$, découvert chez les Fucacées et étudié sous le nom de « fucosol » par BIELER et TOLLENS, puis par TOLLENS et GÜNTHER (1890) pourrait être un produit de l'hydrolyse de la fucosane. Les grains de fucosane peuvent être colorés vitalement, notamment par le violet de méthyle, et cela permet de suivre leur formation, à la lumière, dans les phéoplastes, puis leur passage dans le cytoplasme. Ils disparaissent, comme une réserve nutritive, à l'obscurité.

Au début, l'auteur leur trouvait la structure zonée des grains d'amidon : il reconnut ensuite que cette stratification n'existe pas.

Enfin, il remarque que, chez *Fucus serratus*, il y a de très petits grains de fucosane, qui n'ont pas les mêmes réactions que les gros.

La nature hydrocarbonée des physodes sera ensuite admise par KOCH (1896), selon qui leur coloration par la vanilline chlorhydrique ne dépend pas de la présence de phloroglucine, mais sans doute d'un complexe azoté associé à un polysaccharide, à l'état colloïdal. HUNGER (1902) voit dans la fucosane des Dictyotacées un glucoside à phloroglucine, d'ailleurs complexe, dont la constitution évolue selon les saisons.

d) CRATO (1892, 1893 et 1896) reconnaît le premier que les physodes donnent la réaction de la phloroglucine, mais c'est surtout leur aspect amébiforme qui fixe son attention. Sous le nom de « physodes », qu'il crée, il désigne des sortes de plastes, doués de mouvements actifs, et chargés, par leurs déplacements, de répartir les substances plastiques dans tout le corps cellulaire. On les retrouve, représentés par les « microsomes » des auteurs, ou les « granula » d'ALTMANN,

dans les cellules de toutes les plantes. Telle quelle, sa théorie est inadmissible. Mais nous verrons qu'elle renferme une part de vérité. Quant au terme purement morphologique de « physodes », il est meilleur que celui de « graines de fucosane », qui a le tort de préjuger d'une nature chimique précise, alors que, comme nous le verrons, la composition chimique de ces corpuscules n'est nullement constante.

e) Si sa théorie n'est pas admissible, du moins CRATO eut-il le mérite de montrer que le contenu des physodes est phénolique ou tannoïde. BERTHOLD (1886) reconnaîtra cette nature tannoïde; la présence de phloroglucine, associée à d'autres substances, sera admise par BRUNS (1894) et HUNGER (1902). H. KYLIN (1912, 1913 et 1918) reconnaîtra à son tour que les physodes, bien distincts des pyrénoides de KUCKUCK et des globules d'huile ou de graisse, ont un contenu tannoïde, donnant les réactions de la phloroglucine. Ce contenu peut être extrait et étudié *in-vitro*; son oxydation donne une substance brune, la *phycophéine*, qu'on ne doit pas confondre avec les pigments bruns des phéoplastes. Enfin, G. MANGENOT (1922-1928-1930) voit aussi dans la fucosane un composé phénolique contenant de la phloroglucine. C'est donc en définitive la conception de CRATO qui, de ce point de vue, a prévalu.

2° Signification morphologique.

Le mode de formation des grains de fucosane a fait l'objet de nombreuses *suppositions*. Pour HANSTEN, ils sont élaborés par les phéoplastes; HUNGER l'admet aussi; KYLIN est du même avis, et ses figures (1918) relatives à *Asperococcus bullosus*, rendues classiques par le *Handbuch* de MOLISCH, montrent les grains de fucosane se formant à la surface des phéoplastes, indépendamment des pyrénoides, puis s'en détachant et se transformant en vésicules aqueuses à contenu tannoïde. En 1912, LE TOUZÉ, étudiant les Fucacées, émet une théorie différente, qui se rapproche, dans une certaine mesure, de celle de CRATO : il croit, sans être bien affirmatif, que la fucosane fait défaut dans les cellules du point végétatif et dans les cellules-jeunes; à sa place, après coloration des coupes à l'hématoxyline, il aperçoit de petits plastes granuleux, distincts des phéoplastes et beaucoup plus petits; la fucosane se condenserait autour de ces plastes, pour former autant de grains de fucosane. La bonne description cytologique donnée par G. MANGENOT (1922), selon des techniques plus adéquates, du sommet végétatif des *Fucus*, enlève toute valeur sinon à l'hypothèse de LE TOUZÉ elle-même, du moins aux quelques bases sur lesquelles il l'asseyait. La cellule initiale et les cellules jeunes sont en effet pourvues de grains de fucosane typiques. G. MANGENOT aboutit alors à une troisième conception. Voyant des grains de fucosane libres dans la cavité des vacuoles, il croit que c'est là qu'ils ont pris naissance, par floculation de certains constituants du contenu vacuolaire; il les voit ensuite passer des vacuoles dans le cytoplasme, où on les observe en général.

En 1927, j'ai montré le peu de vraisemblance de cette dernière conception. Chez les *Dictyota* et les *Sphacelaria*, les cellules initiales du thalle sont bourrées de physodes, qui manifestement ne se forment pas dans leur vacuole, relativement très réduit. Chez les *Sphacelaria*, ces cellules initiales sont même le seul lieu de formation des physodes; chaque cellule qui s'en sépare en emporte

une provision qui est partagée, sans s'accroître, entre les cellules de l'article qu'elle engendre. Les cellules végétatives du thalle renferment ainsi des physodes âgés, qui ont généralement perdu en vieillissant la propriété de rougir en présence de la vanilline chlorhydrique. Chez *Pylaiella littoralis*, les plus petits physodes, très ténus, mais déjà doués de leurs propriétés caractéristiques, sont toujours situés dans le cytoplasme, où il est possible qu'ils se multiplient par division, et non dans les vacuoles. Enfin, les endochromidies que le bleu de crésyle fait apparaître dans le suc vacuolaire n'ont rien de commun avec les physodes. Ceux-ci sont des éléments indépendants des plastes et des vacuoles, mais dont la présence paraît constante dans le cytoplasme des Phéophycées; on les retrouve dans les zoospores des Phéosporées, et dans les oosphères des Fucus; ce n'est que dans les spermatozoïdes de ces derniers qu'on les voit disparaître tout à fait. La région périnucléaire semble être leur lieu de prédilection.

J'ai repris, et étendu à d'autres exemples ces considérations en 1929 et 1930, et je suis alors arrivé (1929) à interpréter l'erreur commise par G. MANGENOT. Les physodes qu'on peut en effet observer dans les vacuoles, et dont on peut suivre le passage du suc vacuolaire dans le cytoplasme, n'ont pas pris naissance dans la cavité des celles-ci; ils y sont tombés par suite de l'instabilité cytoplasmique, comme y peuvent également tomber des globules lipidiques, ou des petites vacuoles détachées du protoplasme spumeux.

En 1930, DEFER, puis P. DANGEARD, ont apporté au débat des arguments semblables aux miens. L'un de ceux de P. DANGEARD est caractéristique : dans les cellules superficielles du thalle des Fucacées, les physodes, abondants, sont beaucoup plus gros que les granules métachromatiques qui représentent le vacuome; ils n'ont donc pu se former dans ce dernier.

A la suite de ces critiques, MANGENOT (1930) a émis une nouvelles théorie : les physodes sont des vacuoles spécialisées tannifères, comme celles qu'ont décrites autrefois WENT et KLERCKER chez les Plantes supérieures, et dont il a repris l'étude en 1927.

De fait, il est certain que, par leur aspect, les physodes sont souvent analogues à des vacuoles. KYLIN l'avait déjà noté, j'y suis revenu en 1927 et 1929, et j'ai montré que leur coloration vitale pouvait s'accompagner de la formation de sortes d'endochromidies, et s'effectuer par le même mécanisme que celle des vacuoles véritables. Mais ces faits ne sont pas généraux, et dès 1929, j'ai montré que les physodes d'*Ectocarpus tomentosus* et de *Dictyopteris polypodioides* ont une structure plus complexe que celle de simples vacuoles : leur contenu est très visqueux et renferme un ou plusieurs « globules intraphysodaires », non colorables vitalement. D'un autre côté, en 1931, j'ai fait connaître des vacuoles spécialisées réfringentes, très typiques, non tannifères, et tout à fait distinctes des physodes, chez les *Desmarestia*. On en a trouvé la description, ainsi que de celles des Laminaires, au chapitre précédent. Enfin, en 1932, j'ai montré, fait qui jusque là n'avait été jamais observé, que l'aspect classique des physodes est loin d'être le seul qu'ils peuvent prendre. Ils peuvent se transformer en éléments métachromatiques rappelant ceux du vacuome. Ils peuvent aussi passer à l'état d'éléments d'aspect « mitochondrial », non colorables vitalement. Il suit de là que la nouvelle interprétation de G. MANGENOT ne saurait être admise sans un examen approfondi de la question.

3° Signification physiologique.

Si l'on excepte CRATO, les auteurs ont vu dans le contenu des physodes soit une réserve nutritive — c'est la conception de HANSTEEN et de KYLIN, selon lesquels cette réserve est un produit, direct ou secondaire, de la photosynthèse, et aussi de beaucoup d'autres auteurs, comme HÖNCKEL — soit un produit d'excrétion — c'est la conception de LE TOUZÉ. Mais les données sur lesquelles les auteurs s'appuient sont contradictoires.

Ainsi, HANSTEEN voit la fucosane se former à la lumière. Chez *Ectocarpus siliculosus*, selon M. KNIGHT (1929), c'est au contraire à l'obscurité qu'elle s'accumule dans les cellules, mais il faut que l'obscurité soit prolongée (36 heures), de sorte qu'on ne constate pas de variations nettes au cours du cycle nycthémeral. Par contre, chez *Fucus serratus*, C. PONTILLON (1926) décrit des variations liées au rythme de la marée.

De même, HANSTEEN voit la fucosane disparaître à l'obscurité. M. KNIGHT dit qu'elle diminue pendant la division nucléaire et cellulaire. LE TOUZÉ affirme au contraire que les grains de fucosane — du moins les grains adultes — ne peuvent plus être repris par le métabolisme : quand une blessure du thalle se cicatrise, dans les cellules qui réagissent, ils ne sont pas digérés.

La répartition des physodes dans le thalle est en rapport avec leur rôle physiologique. HANSTEEN a noté depuis longtemps que, chez les Fucacées, ils sont particulièrement développés dans les cellules superficielles du thalle ; il y voit une conséquence de leur formation par photosynthèse. SAUVAGEAU (1898) considère comme excrétrices les cellules initiales des filaments du thalle des *Myrionema*, et les « ascocystes » des *Ascoctylus*, qui sont bourrés de physodes. GUIGNARD (1892) trouve la fucosane particulièrement abondante dans les cellules sécrétrices des canaux sécréteurs des Laminaires. YENDO (1909 et 1911) et OKAMURA (1915) décrivent chez certaines Laminariacées (g. *Undaria*) des cellules glandulaires à mucilage, dont SAUVAGEAU (1916) montre que ce sont des cellules à fucosane. SAUVAGEAU (1918) retrouve ces « cellules de Yendo » bourrées de physodes dans les jeunes plantules de certaines de nos Laminaires indigènes. Il semblerait donc bien que la fucosane soit, dans certains cas, un produit d'excrétion. Toutefois, cela n'est pas suffisamment établi.

Dans mes publications antérieures, je me suis surtout appliqué à montrer que les physodes sont particulièrement abondants dans les cellules dont l'activité vitale est considérable : cellules initiales, tétraspores et oogones en formation. C'est sans doute par suite d'une relation analogue que, chez *Ectocarpus siliculosus*, selon M. KNIGHT, ils sont plus développés dans les gamétanges et les gamètes mâles que dans les femelles. Enfin, en 1932, j'ai brièvement signalé qu'ils peuvent être effectivement excrétés par les cellules.

4° Comparaison avec les formations analogues des plantes d'autres groupes.

Longtemps avant que MANGENOT assimile les physodes aux vacuoles tannifères spécialisées des plantes supérieures, des analogies du même ordre avaient été signalées. Les corps tannifères des Zygnémacées surtout avaient attiré l'attention des chercheurs, comme nous l'avons déjà vu à leur sujet. P. DANGEARD, en 1930, a de nouveau insisté sur cette comparaison.

La même année, j'ai montré que les *Tribonema* et les *Ophiocytium* possèdent

des inclusions cellulaires très analogues aux physodes des Phéophycées, et pour lesquelles j'ai proposé le même nom. En 1932, j'ai montré que les physodes des Tribonèmes sont à leur tour très comparables à ce qui a été décrit comme « corps mucifères » chez les Monas, les Chrysomonadines et les Eugléniens. Nous devons donc, dans ce chapitre, étudier non seulement les physodes des Phéophycées, mais encore les corps analogues existant chez les Chrysophytes, et même chez les Eugléniens et chez des végétaux plus éloignés dans la classification.

I.

RECHERCHES PERSONNELLES SUR LES PHYSODES DES PHEOPHYCEES.

Nous envisagerons successivement leur structure, leurs réactions chimiques et leur signification morphologique, puis leur signification physiologique.

1°)

1°) *Structure des physodes des Phéophycées.*

Mes recherches m'ont conduit à la conception suivante, déjà partiellement développée dans une note préliminaire en 1932, et de façon plus précise dans une seconde note en 1934.

A. — *On doit distinguer la notion de physode de celle de fucosane.* La fucosane sera pour nous, dans ce qui va suivre, non par le glucide imaginé par HANSTEEN mais, conformément aux conclusions de KYLIN, un complexe tannoïde acide donnant la réaction de la phloroglucine avec la vanilline chlorhydrique. La notion de fucosane est donc une notion chimique. Les *physodes* sont les éléments cytologiques qui servent de substrat, d'après les faits que je vais rapporter plus loin, à la fucosane. La notion de physode est donc essentiellement morphologique. Un physode peut contenir un « grain de fucosane » ; il peut tout aussi bien en être complètement dépourvu.

B. — *La substance caractéristique des physodes a par elle-même l'aspect mitochondrial*, comme celle des plastes, mais elle peut être imprégnée d'une substance colloïdale métachromatique, avide des colorants vitaux du vacuome, et donnant les réactions de la métachroma-

tine ou volutine), de sorte qu'un physode peut avoir tout à fait l'aspect et les propriétés d'un élément du vacuome.

Cette conception repose sur les observations suivantes :

a) *Etude des physodes de Dictyota dichotoma* (pl. 37).

En *a*, pl. 37, on voit l'aspect des physodes dans quelques cellules superficielles de la partie adulte du thalle. Ce sont des corps généralement volumineux, particulièrement abondants, selon la règle, dans la région équatoriale de la cellule, c'est-à-dire au voisinage du noyau. Un certain nombre d'entre eux sont logés dans le cytoplasme pariétal, contre la face externe de la cellule, où ils se déplacent au gré des courants de cyclose. Les plus petits sont tantôt des granules simples, tantôt (et le cas est fréquent) des granules géminés ou associés en chapelets. Les plus gros sont manifestement plastiques : sous l'action des courants cytoplasmiques, ils s'étirent en forme de larme, ou de fuseau, ou émettent une sorte de queue longue et grêle. Parmi les gros physodes, quelques-uns sont moins réfringents que les autres. Dans certaines cellules enfin, une partie des physodes renferment chacun une inclusion arrondie, ayant l'aspect d'une cavité sphérique, comme on le voit en *b*.

Après coloration vitale au bleu de crésyle, les petits physodes prennent une teinte bleu franc intense. Les gros ne se comportent pas tous de la même manière. Certains se colorent en bleu franc d'une façon intense et homogène, dans toutes leurs parties. Chez d'autres, comme on en voit un exemple en *a*, dans la partie inférieure de la cellule du milieu, le corps du physode se colore, non ses queues. Chez d'autres encore, moins réfringents que les précédents, la coloration est homogène, bleue, mais fort peu intense : on en trouve deux exemples dans cette même cellule. On est conduit de ceux-là, par tous les intermédiaires possibles, à des physodes assez volumineux et de formes variées, mais à peine plus réfringents que les chondriosomes, et n'ayant plus aucune affinité pour les colorants vitaux. La cellule de gauche en contient un, en haut, celle du milieu également un, celle de droite, en haut, deux, et j'en ai figuré cinq, de formes différentes, en *c*. Dans les physodes à inclusion sphérique, celle-ci ne se colore pas.

Nous interpréterons ainsi ces faits : la plupart des physodes sont complètement imprégnés de fucosane, qui les rend réfringents et avides de colorants vitaux ; chez quelques-uns, la fucosane forme un « grain » qui remplit le « corps » du physode, et la substance de

celui-ci constitue à elle-seule les « queues », non colorables; chez d'autres enfin, la charge de fucosane diminue, puis disparaît et seul le stroma non colorable demeure. Quant aux petits grains géminés ou en chapelets, nous verrons plus loin que ce sont des grains de fucosane réunis dans un physode filamenteux ou en bâtonnet.

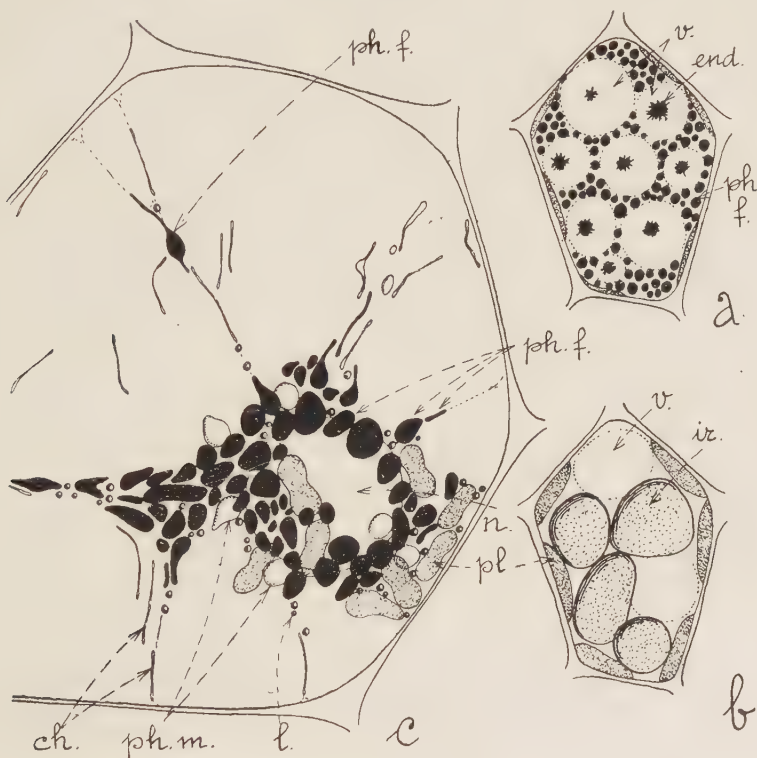


Fig. 31. *Cytoseira ericoides* C. A. Ag., colorations vitales au bleu de crésyle. — *a.*: cellule superficielle du thalle, coupe optique passant près de la face externe; *b.* *id.*, coupe optique profonde; *c.*: cellule du tissu profond. — *n.*: noyau; *pl.*: plastides; *ch.*: chondriosomes; *v.*: vacuoles; *end.*: endochromidies cristallisées, pourprées; *ph. f.*: physodes à fucosane; *ph. m.*: physodes « mitochondriaux » mats, non colorables; *ir.*: corps « iridescents »; *l.*: globules lipidiques.

Chez *Cytoseira ericoides* (fig. 31), dans les cellules du tissu profond, nous observons de même, groupés autour du noyau, des physodes à fucosane de formes variées, colorés en bleu par le bleu de crésyle, et quelques physodes moins réfringents, dépourvus de fucosane, qui ne se colorent pas.

b) *Etude des physodes de Pylaiella littoralis* (pl. 24).

J'ai donné en 1927 une première description de ces physodes et montré qu'ils sont de trois sortes. Les plus ténus sont de minuscules grains arrondis, souvent géminés, colorés en bleu par le bleu de crésyle et en rouge par la vanilline chlorhydrique; ils se déplacent le long de certains filets du cytoplasme pariétal. Parmi les autres, certains, sous l'action du bleu de crésyle, se colorent d'une façon homogène, tandis que d'autres se comportent comme de petites vésicules semblables à des vacuoles, dans lesquelles on voit d'abord flocculer des sortes d'endochromidies sphériques, avant que leur contenu entier ne soit coloré. Tous les gros physodes sont plastiques: ils se déplacent et se déforment au gré de courant de cyclose, et peuvent prendre un aspect amébiforme. Tous ont un contenu acide, non métachromatique: le bleu de crésyle les colore en bleu franc, le rouge neutre en rouge rubis. Tous donnent la réaction de la phloroglucine. Etaient donc ainsi décrits trois types de physodes: physodes granuleux, gros physodes plats, et physodes vacuoliformes.

Cette description était incomplète. En *f* et *g*, pl. 24, on observe, à côté de physodes granuleux sphériques, peu plastiques, très réfringents, et intensément colorables en bleu franc par le bleu de crésyle, des physodes plastiques non vacuoliformes dont les uns, assez réfringents, prennent encore nettement les colorants vitaux, tandis que d'autres, moins réfringents, les prennent à peine (voir en *g*, à droite), et que d'autres enfin, à peine plus réfringents que des chondriosomes, sont à peu près complètement dépourvus d'affinités pour ces colorants. Aucun de ces physodes n'est métachromatique. Outre les faits observés en 1927, nous retrouvons donc les mêmes phénomènes que chez les *Dictyota* et les *Cystoseira*.

c) *Etude des physodes de Cyllindrocarpus Berkeleyi* (pl. 22).

Cette espèce possède deux sortes de physodes. Les uns, assez petits, et globuleux, mais non toutefois absolument sphériques, sont très réfringents et très riches en tannoïdes. Après fixation à l'eau de mer formolée, les tannoïdes sont coagulés et jaunis, et ces physodes n'ont que fort peu d'affinités pour l'hématoxilyne ferrique (*h*, pl. 22), non plus que pour l'hémalum, qui cependant leur communique une teinte orangée, ou le rouge de ruthenium, qui les laisse intacts. Après cette fixation, le bleu de crésyle les colore en bleu, le bleu polychrome en violet. Les autres, souvent plus volumineux, sont moins réfringents

et assez plastiques. Après fixation à l'eau de mer formolée, ils sont moins jaunis que les précédents, l'hématoxyline ferrique les colore en noir, l'hémalun en rouge, le bleu de crésyle en violet, le bleu polychrome en rouge pourpre, le rouge de ruthenium en rouge vif. Ils paraissent donc moins riches que les précédents en fucosane (c'est-à-dire en tannoïdes), et donnent, par contre, beaucoup mieux les réactions de la métachromatine, comme si cette substance avait remplacé la fucosane disparue.

Ces deux sortes de physodes se colorent vitalement en bleu par le bleu de crésyle, les seconds avec une teinte plus violacée.

Dans certains filaments, la distinction entre ces deux types est beaucoup moins nette que dans les autres : tout dépend du stade de leur évolution auquel ils sont arrivés.

Dans de tels filaments à physodes tous à peu près semblables, colorés vitalement au bleu de crésyle, j'ai en outre remarqué les faits suivants :

1) Certains physodes renferment des *inclusions sphériques* non colorables, comme chez les *Dictyota* (a et c, pl. 22). Ces inclusions se retrouvent après fixation à l'eau de mer formolée, et, alors, ne sont pas colorables par l'hématoxyline ferrique (c, pl. 22). Elles peuvent être multiples, et animées de mouvements browniens, comme c'était le cas dans la première figure en c, sur la même planche. Il ne s'agit donc pas de simples cavités, mais bien d'inclusions globuleuses, de nature inconnue.

2) Certains physodes du type plastique sont *vacuoliformes* : le bleu de crésyle y fait flocculer des sortes d'endochromidies sphériques, animées de mouvements browniens, qui n'ont rien de commun avec les inclusions précédemment décrites (fig. 3 et 5, en e).

3) Enfin, on peut voir la surface de certains physodes émettre une *saillie incolore, en forme d'ampoule, de vésicule ou de boudin, à paroi très mince et très peu réfringente*.. Tout se passe comme si la substance propre du physode, qui sert de substrat au grain de fucosane, se manifestait en se vésiculisant, comme peut se vésiculiser la substance « mitochondriale » des chondriosomes et des plastes (fig. 1, 2 et 3, en e).

Ainsi, bien que les *Cylindrocarpes* soient dépourvus de physodes peu réfringents non colorables, l'existence d'un substrat physodaire distinct de la fucosane s'y manifeste néanmoins, et d'une façon re-

marquable. D'autre part, la fucosane, sous son aspect classique, n'est nullement caractéristique de leurs physodes, puisqu'on voit la charge de ceux-ci évoluer et prendre des caractères voisins de ceux de la métachromatine.

d) *Les physodes des plantules des Laminaires.*

Chez les Laminariacées, l'évolution des physodes est beaucoup plus complexe, et encore plus instructive, que chez les espèces précédentes. Nous l'étudierons d'abord dans les plantules de deux Laminaires.

1) Soit, en premier lieu, celles des *Laminaria saccharina*, récoltées en mai, à St-Servan (pl. 33).

En règle générale, les cellules génératrices des Phéophycées sont, comme nous l'avons déjà dit, le principal lieu de formation des physodes, dont elles sont bourrées. Les Laminaires ne font pas exception à la règle : dans la zone méristématique stipo-frondale des plantules de *L. saccharina*, les cellules superficielles du thalle sont bourrées de physodes, et leur vacuome est très réduit (fig. a). Ces physodes, formés en même temps que les cellules qui les contiennent, sont au premier stade de leur évolution. Ils ont l'aspect classique de grains de fucosane vacuoliformes, réfringents, assez peu plastiques, dans lesquels le bleu de crésyle fait apparaître, par floculation, des granules sphériques bleus, d'abord animés de mouvements browniens.

Dans les cellules un peu plus âgées de la base de la fronde, le vacuome est beaucoup plus développé; par contre, la plupart des physodes sont moins volumineux; il en résulte que les physodes n'occupent plus qu'une portion restreinte du volume cellulaire; ils sont surtout localisés autour du noyau, et dans le cytoplasme pariétal de la face externe de la cellule.

En b et b', ils sont encore bien développés, mais ils se présentent sous deux états très différents. Quelques uns, surtout ceux qui entourent le noyau, ont conservé l'aspect réfringent et la faible plasticité des physodes de la zone stipo-frondale. La plupart, plus évolués, sont devenus beaucoup moins réfringents et beaucoup plus plastiques, et leur volume a diminué; la vanilline chlorhydrique montre qu'ils ont perdu une bonne partie de leur fucosane. Dans tous, le bleu de crésyle fait apparaître, par floculation, des granules bleus. Quelques uns peuvent, en outre, et avant toute coloration, contenir des inclu-

sions sphériques claires, analogues à celles des *Dictyota* décrites ci-dessus (*b*, à droite).

En *c* et en *d*, l'évolution des physodes est plus avancée. Leur importance, par rapport au volume cellulaire, a encore diminué. Les physodes peu réfringents ont acquis des propriétés nouvelles, bien que leur morphologie ait peu changé, et qu'on puisse toujours observer, dans quelques uns d'entre eux, des inclusions sphériques claires. Sous l'action du bleu de crésyle, au lieu de voir apparaître des granules bleus dans leur masse demeurée incolore, ils se teignent entièrement en violet, puis il s'y forme des granules rouges. Ultérieurement, ils peuvent éclater : les granules rouges deviennent alors libres dans le cytoplasme, où leur présence, si on n'avait pas suivi leur mode de formation, pourrait donner lieu à des confusions. Dans les physodes où ils se forment, les grains rouges ne sont pas animés de mouvements browniens ; ils sont donc au sein d'une substance très visqueuse. Nous rencontrons ainsi, pour la première fois, des *physodes métachromatiques à grains rouges*, dont l'existence paraît avoir échappé à tous les auteurs qui se sont, jusqu'ici, occupés de cette question. La comparaison du stade *b* et *b'* au stade *c* et *d*, montre en outre que les physodes métachromatiques se forment par apparition secondaire de substance métachromatique dans les physodes qui perdent leur charge de fucosane. La disparition de cette charge précède l'apparition de la substance métachromatique.

En *e*, d'ailleurs, nous observons trois petits physodes peu réfringents, non colorables par le bleu de crésyle, dépourvus tout à la fois de fucosane et de substances métachromatiques.

Des aspects très analogues se retrouvent vers le milieu de la fronde (fig. *f*, *g* et *h*), où les cellules sont assez pauvres en physodes. L'évolution de ceux-ci n'est donc pas assez régulière pour qu'à égale distance de la zone stipo-frondale ils aient, tous le même aspect. Un facteur d'irrégularité intervient, qui tend à masquer cette évolution et à donner un aspect uniforme à toutes les cellules : il semble que ce soit la formation — beaucoup moins intense que dans les cellules méristématiques, mais pourtant non négligeable — de fucosane dans les cellules âgées. Ainsi s'explique que, même loin de la zone stipo-frondale, on observe encore des physodes demeurés au premier stade de leur évolution. Tandis que les autres ont perdu leur fucosane, ces physodes se sont chargés d'une nouvelle quantité de cette substance, incessamment formée dans les cellules. On remarquera que

de tels physodes à fucosane s'observent principalement dans la zone périnucléaire. C'est là en effet que se concentre l'activité physiologique et chimique de la cellule, dont nous verrons que la fucosane représente un déchet.

L'examen des cellules superficielles du milieu de la fronde, représentées en *f*, *g* et *h*, permet d'y observer, après coloration vitale au bleu de crésyle : des physodes réfringents à granules bleus (premier stade), riches en fucosane; des physodes plus petits, plus plastiques, peu réfringents et moins chargés de fucosane, mais toujours à grains bleus (second stade); des physodes métachromatiques à grains rouges (troisième stade), et enfin des physodes peu réfringents non colorables, sans fucosane ni substances métachromatiques (dernier stade). Ces divers stades sont reliés entre eux par des intermédiaires. Ceux du dernier stade, tels qu'on les observe en *h* (en bas), et en *n*, sont très difficiles à distinguer des chondriosomes figurés en *i*.

Les fig. *j*, *k*, *l* et *m* montrent les physodes des grandes cellules du tissu interne du milieu de la fronde. On retrouve les mêmes types que dans les cellules superficielles, mais avec prédominance des formes filamenteuses. Il n'y a pas de physodes réfringents (au premier stade), mais on voit : 1° des physodes peu réfringents, souvent allongés en forme de filaments variqueux, dans lesquels le bleu de crésyle fait flocculer des granules bleus, et que parfois il colore en bleu dans toute leur masse, ne respectant que les inclusions sphériques claires (*l*, en haut); 2° des physodes métachromatiques à grains rouges, qui peuvent également être filamenteux et contenir des inclusions claires; 3° de nombreux physodes non colorables, tantôt subglobuleux, comme en *m*, plus souvent filamenteux et mitochondriformes, et très difficiles à distinguer des vrais chondriosomes. On voit en *k* que les physodes de ce dernier type peuvent être ramifiés.

On pourra suivre cette évolution des physodes d'une façon plus frappante encore en *c* et *d*, pl. 38.

2) Les plantules de *Laminaria flexicaulis* de la pl. 31, également récoltées en mai à St-Servan, montrent une évolution tout à fait semblable de leurs physodes.

Les cellules de la zone stipo-frondale (fig. *c*) sont également bourrées de physodes volumineux, dans lesquels le bleu de crésyle fait apparaître des granules bleus. Ils sont déjà sous deux états : les plus réfringents sont, d'après la réaction de la vanilline chlorhydrique, les plus riches en fucosane. Tous peu-

vent contenir des inclusions claires, qui ne sont pas toujours sphériques, mais parfois aussi allongées, avec bouts arrondis.

Dans les cellules superficielles de la base de la fronde on observe, après coloration au bleu de crésyle (fig. *d*) : des physodes réfringents à grains bleus, des physodes métachromatiques à grains rouges, et des physodes non colorables, de petite taille, qui ont l'aspect d'éléments mitochondriaux.

Vers le milieu de la fronde (fig. *e*) les physodes réfringents ont disparu ; il n'y a que des physodes mats, souvent petits ; certains sont subglobuleux, et contiennent des inclusions claires, arrondies ou allongées ; beaucoup ont un aspect presque mitochondriforme. Ceux qui renferment encore un peu de fucosane, décelée par la vanilline chlorhydrique, se colorent en bleu, ou sont le siège de la formation de grains bleus sous l'action du bleu de crésyle. Les autres se colorent en violet, avec formation de grains rouges. Par une série de formes dont la coloration est de plus en plus pâle, ils passent à ceux qui, ne contenant ni fucosane, ni colloïdes métachromatiques, ne se colorent pas, et sont semblables à des chondriosomes. Les fig. *f*. et *h*. donnent quelques aspects remarquables de ces divers types de physodes.

Dans les cellules superficielles du stipe l'évolution des physodes est beaucoup moins complète ; ils demeurent volumineux et abondants, et beaucoup conservent leur fucosane. Quelques-uns cependant la perdent, et deviennent métachromatiques (fig. *b*). Tout à fait à la base du stipe, près des crampons, l'évolution est encore plus limitée, et les physodes, à peu d'exceptions près, sont réfringents et riche en fucosane, plus même que dans la zone stipo-frondale. Un petit nombre d'entre eux seulement deviennent parfois métachromatiques (fig. *a*).

e) Les physodes chez Laminaria saccharina adulte (pl. 32).

Dans une fronde de *L. saccharina* adulte, les cellules superficielles sont abondamment pourvues de physodes à fucosane, non métachromatiques, dans lesquels le bleu de crésyle fait flocculer des grains bleus. Ils sont en principe groupés au pôle externe de la cellule, le vacuome occupant la partie interne. De la sorte, si la cellule se divise tangentiellement, des deux cellules filles l'externe seule est abondamment pourvue de physodes (fig. *a*).

Dans les grandes cellules corticales (fig. *b*) on observe, après coloration au bleu de crésyle : 1° de petits physodes granuleux ou en bâtonnets, à fucosane, bleus ; souvent, au lieu de se fixer sur toute leur masse, le bleu de crésyle n'y colore que des grains bleus, dispersés en chapelet dans un stroma filamenteux peu visible ; 2° des physodes vésiculeux, également à fucosane, contenant des grains bleus animés de mouvements browniens ; 3° des physodes métachromatiques subglobuleux, à grains rouges ; 4° des physodes non colorables, tantôt subglobuleux (globules d'aspect mat), tantôt allongés, et alors difficiles à séparer des chondriosomes,

On voit en *c*, dans la zone périnucléaire d'une telle cellule, des physodes métachromatiques à grains rouges, les uns arrondis, les autres diversement étirés; en *d*, deux physodes globuleux non colorables, près d'un troisième qui renferme une inclusion claire et des grains bleus; en *d'*, autour d'un noyau, de petits physodes bleus, granuleux ou étirés, de physodes vésiculeux ou étirés, à grains bleus (à gauche), enfin, de physodes moins réfringents, non colorables, dont pourtant quelques-uns renferment des grains pourprés; en *l*, de petits physodes bleus moniliformes, des physodes vésiculeux à grains bleus, et des chondriosomes, dont deux sont vésiculés, en *f* enfin, des physodes à inclusions claires et à grains bleus, un physode à peine légèrement teinté de bleu, et un autre absolument incolore.

A s'en tenir au cas de la fig. *f*, qui est celui de beaucoup de cellules, on voit qu'on peut passer progressivement des physodes à fucosane, colorés en bleu par le bleu de crésyle, à des physodes très peu réfringents, non colorables, sans qu'un stade métachromatique à grains rouges soit forcément interposé. Nous retrouvons donc la conclusion formulée au sujet des plantules : quand la charge de fucosane disparaît, une charge de substances métachromatiques peut la remplacer, mais c'est là un phénomène secondaire, un épisode surajouté au cours de l'évolution des physodes, épisode qui, d'ailleurs, fait défaut chez les *Dictyota* et les *Cystoseira*.

Dans les cellules des hyphes médullaires, on peut retrouver de petits physodes à fucosane, souvent moniliformes, colorés en bleu; la plupart des physodes sont logés dans la région périnucléaire, et ont l'aspect de petites vacuoles métachromatiques contenant des grains pourprés; ils sont parfois entremêlé de physodes globuleux non colorables, mats. Il en va à peu près de même dans les cellules sécrétrices des tubes sécréteurs, où la fucosane est fort peu abondante (fig. *g* et *h*).

f. Les physodes chez Laminaria flexicaulis adulte (pl. 29 et 30).

Comme la chose était déjà indiquée dans la plantule, la fucosane est abondante dans le stipe, dont les cellules superficielles (*a*, pl. 29) sont bourrées de gros physodes colorés en bleu légèrement violacé par le bleu de crésyle. Elle l'est beaucoup moins dans la fronde; les cellules superficielles de celle-ci ne renferment pas de fucosane, et leurs physodes, très inégalement développés d'une cellule à l'autre, sont des globules colorables en violet pourpre ou en rouge (fig. *b*, et *d*). Ces physodes seraient pris pour des éléments du vacuome, si l'étude des plantules ne nous avait montré leur genèse. Ils sont d'ailleurs bien différents des vacuoles véritables, où se forment des endochromidies en oursins d'aiguilles rouges.

Nous retrouvons les mêmes physodes métachromatiques dans les

cellules sous épidermiques (fig. *c*). Dans la partie externe du cortex, ils deviennent souvent beaucoup moins volumineux (*f*), et quelques uns, comme le physode moniliforme de la fig. *f'* peuvent être fort peu colorables. Ce n'est que plus profondément que les cellules corticales renferment un peu de fucosane, dans quelques physodes moniliformes à grains colorables en bleu (fig. *g* et *h*). Cela n'empêche d'ailleurs pas ces cellules de renfermer aussi des physodes métachromatiques, dans leur région périnucléaire; quelques uns se colorent intensément avec le bleu de crésyle; mais d'autres, en proportion variable selon les cellules, perdent totalement leur colorabilité, et deviennent des sphérules d'une substance mate, semblable à celle des chondriosomes. *Grosso modo*, le nombre de ces corps mats est d'autant plus élevé que celui des physodes métachromatiques, dont ils dérivent, est plus faible.

L'étude des hyphes médullaires (fig. *a, b, c, d* et *f*, pl. 30) conduit aux mêmes conclusions: coexistence de petits physodes à fucosane, souvent moniliformes, et de physodes métachromatiques globuleux qui perdent leur colorabilité. Les fig. *h, i* et *j* de la même planche montrent ces divers types de physodes d'une façon plus détaillée. Tous, qu'ils soient à fucosane, métachromatiques ou non colorables, peuvent contenir des inclusions claires; quelques physodes métachromatiques peuvent être étirés et moniliformes, et le bleu de crésyle, à la longue, fait flocculer des grains rouges dans la substance visqueuse des physodes métachromatiques.

C'est uniquement des physodes métachromatiques qu'on observe dans les hyphes dites conductrices (*g*, pl. 30), où il est difficile de les distinguer des éléments du vacuome « aggrégé », dans les paraphyses des sores (*j*, pl. 31), et dans les cellules sécrétrices des tubes mucifères, où je n'ai pu trouver trace de fucosane (*i*, pl. 29). Par contre, les physodes des zoospores sont de petits grains de fucosane, localisés dans les régions antérieure et centrale du corps cellulaire, et colorés en bleu franc par le bleu de crésyle (*i*, pl. 31).

En résumé, dans les plantules comme dans les thalles adultes de *Laminaria flexicaulis* et de *L. saccharina*, l'évolution des physodes se ramène au schéma suivant : 1° *physodes à fucosane*, réfringents et non métachromatiques vis-à-vis du bleu de crésyle, qui y fait souvent flocculer des grains bleus; 2° disparition progressive de la fucosane, et, corrélativement, de la réfringence et de la colorabilité par le bleu de crésyle, mais en même temps, *par suite d'un phénomène secondaire*,

apparition d'une charge de substance métachromatique, et *passage au stade métachromatique*, à grains rouges; 3° disparition de la charge métachromatique et *passage au stade non colorable*, avec aspect « mitochondrial ». A tous les stades, les physodes peuvent d'autre part être plus ou moins volumineux et plus ou moins plastiques, ce qui paraît indiquer une évolution d'un autre ordre, qui combine ses effets à ceux de la précédente : c'est ainsi qu'à tous les stades, nous avons trouvé, à côté de physodes subglobuleux, plus ou moins vésiculeux ou vacuoliformes, des physodes étirés, filamenteux ou moniliformes.

g) *Les physodes chez Laminaria Cloustonii adulte* (pl. 34 et 35 et pl. 38).

Cette espèce, dont je n'ai pas étudié les plantules, montre les mêmes phénomènes que les précédentes.

Les cellules superficielles de la fronde (*a*, pl. 34) renferment déjà, très inégalement représentés d'une cellule à l'autre, les trois types de physodes : 1° à fucosane, colorés en bleu par le bleu de crésyle; 2° métachromatiques, colorés en rouge pourpre; 3° non colorables et mats.

Dans les cellules des trois ou quatre assises sous-jacentes, les physodes sont extrêmement développés (*b* et *c*); serrés les uns contre les autres, volumineux et très réfringents, ils forment une masse moruliforme qui remplit presque complètement la cavité cellulaire, ne laissant que peu de place pour le développement du vacuome. Ils sont intensément colorés en bleu franc par le bleu de crésyle; si la cellule meurt, ils brunissent par oxydation, puis leur contenu brun orangé (phycophéine) diffuse dans toute la cavité de la cellule; ils sont donc riches en tannoïdes. Pourtant, chose remarquable, ils ne donnent pas tous la réaction de la vanilline chlorhydrique. Sous l'action de ce réactif, dans beaucoup de cellules, on voit une partie seulement des physodes rougir intensément; beaucoup d'autres prennent seulement une teinte rosée pâle, ou même demeurent tout-à-fait incolores. Nous sommes donc en présence d'un type nouveau de physodes à ajouter à ceux qu'ont déjà été décrits : les physodes très réfringents, riches en tannoïdes, mais ne donnant pas toujours la réaction de la phloroglucine. Comme les cellules en question ressemblent tout à fait, par leur contenu, à ce que SAUVAGEAU appelle « cellules de Yendo » chez les *Undaria* et les plantules de quelques unes de nos *Lamina-*

riacées indigènes, nous donnerons pour abrégé à ce nouveau type le nom de « type Yendo ». Chez les *Undaria*, selon YENDO (1909 et 1911) et OKAMURA (1915), il y a quelques « cellules de Yendo » éparses, sous l'épiderme dont elles dérivent. Chez *Laminaria Cloustonii*, c'est plusieurs assises continues de cellules du même type qu'on observe sous l'épiderme.

Par rapport aux physodes à fucosane classiques, les physodes du type Yendo présentent une exagération de la charge de tannoïdes et, corrélativement, de la réfringence, avec une perte à peu près totale de toute plasticité. L'évolution des physodes n'est donc pas univoque. Si, dans la plupart des cas, elle consiste en une perte des tannoïdes, dans d'autres, c'est au contraire une augmentation de la charge tannoïdique qu'on peut constater. Les plantules de *Laminaria flexicaulis*, où les cellules de la base du stipe sont plus riches en fucosane que celles de la zone stipo-frondale, nous en avaient fourni un premier exemple, mais le cas de *L. Cloustonii* est encore plus frappant. D'autre part, les essais à la vanilline chlorhydrique montrent combien ce serait une vue trop simpliste que d'assimiler la fucosane, complexe tannoïdique certainement variable, à la seule phloglucine.

Dans les cellules du type Yendo les plus profondes, qui sont plus grandes que les autres, et où le vacuome est mieux développé, on peut observer, entremêlés aux autres, quelques gros physodes moins réfringents, légèrement métachromatiques, auxquels le bleu de crésyle communique une teinte violacée. En outre, la plupart des cellules du type Yendo renferment, épars et mobiles, quelques petits physodes à fucosane normaux, et quelques physodes globuleux mats, non colorables. La présence de physodes métachromatiques à grains rouges est beaucoup plus rare.

Une fois traversée la zone des cellules de Yendo, on retrouve dans les cellules des assises corticales les plus externes un amas moruli-forme de gros physodes, mais, étant donné le volume de ces cellules et de leur vacuome, cet amas n'occupe plus qu'une portion réduite de leur cavité (*d* et *e*, pl. 34). D'autre part, beaucoup de ces physodes n'ont plus le type « Yendo » : ils sont peu réfringents, et légèrement métachromatiques (*e*). De la sorte, l'amas de physodes en question finit, dans beaucoup de cellules, par ne plus exister du tout. On peut cependant le retrouver, très typique, même dans des cellules de la région corticale profonde (*f* et *i*, pl. 34), et des zones périmédullaire et médullaire (*a* et *b*, pl. 35). N'ayant pas suivi le développement du thalle il m'est impossible de dire si, en allant de la zone sous-épidermique à la moelle, on observe des stades successifs de la désagrégation

de cet amas, où au contraire des stades de plus en plus précoces de sa formation : la première hypothèse paraît cependant la plus probable.

Indépendamment de l'amas de physodes de Yendo, les cellules corticales renferment des physodes épars, mobiles au gré des courants cytoplasmiques, et souvent groupés autour du noyau. Ce que nous venons de dire montre que ces physodes ne sont pas d'une autre nature que les premiers, et qu'il peut y avoir transformation d'un type en l'autre.

En *f*, pl. 34, une cellule corticale profonde nous montre, outre un amas de physodes de Yendo inertes, dont quelques-uns peu réfringents et légèrement métachromatiques, de petits physodes à fucosane, granuleux ou moniliformes, et des physodes métachromatiques, se transformant en physodes mats non colorables, les uns et les autres subglobuleux ou diversement étirés. Dans beaucoup de cellules, les physodes métachromatiques font complètement défaut. En *g*, ils sont bien développés, mais il n'y a pas de physodes mats non colorables ; c'est le contraire en *h*, dans les cellules pourtant du même type, et en *i* et *j* ; dans cette dernière cellule, les physodes à fucosane, très étirés, sont filamenteux.

Dans les cellules pérимédullaires allongées, et dans les hyphes médullaires, on retrouve aussi des physodes à fucosane granuleux, moniliformes ou filamenteux, des physodes métachromatiques et des physodes mats non colorables (*a*, *b*, *c* et *d*, pl. 35). Il en va de même des cellules sécrétrices des canaux à mucus (*e*, pl. 35), sauf que ces derniers n'ont pratiquement pas de physodes à fucosane. Dans tous ces derniers cas, les physodes métachromatiques ont l'aspect et le comportement, vis-à-vis du bleu de crésyle, de vacuoles métachromatiques, et on les prendrait pour telles si on ne trouvait par ailleurs, entre elles et les physodes typiques, tous les intermédiaires désirables.

La fig. *f*, pl. 35, donne quelques-uns des aspects les plus remarquables des physodes de *L. Cloustonii*. En bas et à droite, entremêlés, on voit des physodes à grains de fucosane, réunis dans un stroma non réfringent, métachromatique et peu colorable, des physodes métachromatiques dont l'un renferme un grain rouge, un autre étant allongé comme un chondriosome, et deux autres étranglés en leur milieu, comme s'ils étaient en train de se diviser, deux physodes mats non colorables, subglobuleux, et deux globules lipidiques. À gauche, on retrouve des physodes moniliformes, à grains de fucosane réunis dans un stroma filamenteux. Au-dessus, avant toute coloration, on observe deux physodes en haltères, chacun étant formés de deux grains de fucosane réfringents réunis dans un stroma bacilliforme mat. En haut enfin, on trouve côte-à-côte des

chondriocotes et des physodes mats non colorables reliés, au moins en apparence, par des formes de transition telles qu'il n'est pas possible d'établir entre eux une distinction nette. C'est la même absence de limites entre physodes non colorables et chondriosomes que mettent en évidence les fig. *g*, *h*, *i* et *j*. Dans la première, un élément filamenteux ramifié, qu'on aurait pris pour un chondriocote, s'est coloré en violet sous l'action du bleu de crésyle, et a été le siège de la formation de grains rouges; dans les autres, sous l'action des courants cytoplasmiques, des éléments mats, non colorables, alternativement s'allongent et se mettent en boule, de sorte qu'on les prendrait alternativement pour des physodes non colorables et pour des chondriocotes. L'indécision est ici d'autant plus grande que, chez les *Cylindrocarpes* (*b*, pl. 21), nous avons vu d'authentiques chondriocotes se déformer, se raccourcir et prendre un aspect claviforme, qui pourrait être celui d'un physode non colorable, et que, d'une façon générale, l'intabilité morphologique du chondriome des Phéophycées nous a paru assez grande. Les divers types de physodes, et leurs relations avec les chondriosomes, sont particulièrement mis en évidence en *c*, pl. 38.

En résumé, l'étude de *L. Cloustonii*, outre qu'elle nous fait connaître les physodes inertes, du type « Yendo », nous permet de comprendre qu'un physode, bien que pouvant simuler à s'y méprendre une vacuole métachromatique, est en réalité un élément d'allure mitochondriale qui peut soit être imprégné de substances métachromatiques, soit porter une charge de fucosane, tannoïde, et que celle-ci, même avant toute coloration, peut, au lieu d'imprégner toute la masse du physodes, s'y trouver à l'état de grains séparés.

h) Les physodes chez Chorda filum et Saccorhiza bulbosa (pl. 36 et 38).

1) On retrouve chez *Chorda filum* les mêmes types de physodes que chez les Laminaires : 1) physodes à fucosane, les uns riches en tannoïdes, réfringents, fortement colorables en bleu par le bleu de crésyle, les autres moins riches, moins réfringents et beaucoup moins colorables; 2) physodes métachromatiques à grains rouges, parfois vacuoliformes; 3) physodes non colorables, d'aspect mitochondrial. Rares dans l'écorce, les physodes métachromatiques et les physodes non colorables sont au contraire abondants dans les cellules superficielles du thalle, et dans les hyphes du tissu médullaire (fig. *d* et *e*, pl. 36 et *a*, pl. 38). La fig. *d* montre la marche de leur coloration par le bleu de crésyle: 1) coloration violette de toute leur masse; 2) floculation des colloïdes colorés sous forme de grains rouges; 3) éclatement des physodes et mise en liberté des grains rouges dans le cytoplasme. Sur la fig. *e*, on voit, dans la même cellule, trois physodes métachromatiques, et six physodes non colorables, ces derniers subglobuleux et mats. Les

poils à croissance basilaire de la surface du thalle ne contiennent que des physodes à fucosane, plus ou moins intensément colorables, et à peu près sphériques; dans les paraphyses claviformes, toute la moitié supérieure du corps cellulaire est bourrée d'un amas de très gros physodes à fucosane, de type « Yendo », tandis que la moitié inférieure est occupée par le vacuome, dans lequel le bleu de crésyle fait apparaître des endochromidies en oursins d'aiguilles rouges.

L'étude des physodes à fucosane des cellules corticales est particulièrement instructive, parce qu'elle montre de façon très claire l'existence d'un stroma d'allure mitochondriale enrobant les grains de fucosane, et constituant le physode proprement dit. C'est ce qu'on voit sur la fig. c : en 1, un physode globuleux porte un petit bourgeon sphérique, également imprégné de fucosane; en 2, on retrouve de semblables bourgeons, mais formés d'une substance peu réfringente, non colorable par le bleu de crésyle, ou à peine colorable en violet pourpre; en 3 et 4, au lieu d'un bourgeon arrondi, c'est une longue queue d'une semblable substance que portent les physodes, et cette queue a un aspect vraiment mitochondrial; en 7, une semblable queue contient un chapelet de granules de fucosane; en 6, deux gros grains de fucosane arrondis sont réunis par un tractus non colorable, d'allure mitochondriale, contenant de fins granules tannoïdiques; en 8 enfin, ce sont des physodes à peine colorables par le bleu de crésyle qui émettent de semblables appendices.

b) De semblables aspects des physodes nous avaient déjà été montrés par *Dictyota dichotoma* et *Cylindrocarpus Berkeleyi*. Or, on les retrouve, encore plus remarquables, et surtout plus fréquents, chez *Sacchorhiza bulbosa*. Les fig. f, g, h et i montrent chez cette espèce, à côté de physodes diversement étirés et complètement imprégnés de fucosane, de beaux physodes à queues d'aspect mitochondrial. Il y a parfois une seule queue, souvent deux, diamétralement opposées. L'aspect est tout à fait celui de certains amyloplastés, ou, mieux encore, de certains des chloroplastes des *Iris*, décrits par A. GUILLIERMOND, chez lesquels une masse renflée imprégnée de chlorophylle se termine, à chaque extrémité, par un appendice mitochondrial incolore, plus ou moins allongé. Les physodes à queue imprégnée de fucosane sont, d'autre part, comparables aux chloroplastes à appendices chlorophylliens, également bien connus. La substance qui forme la queue des physodes peut n'être pas colorable par le bleu de crésyle, ou au contraire contenir des traces de colloïdes métachro-

matiques, et se colorer légèrement en violet. Elle peut loger de petits granules de fucosane (fig. *b*, pl. 38).

De ce remarquable type de physodes à fucosane, la fig. *i* montre qu'on passe d'une part à des éléments subglobuleux, encore souvent appendiculés, tantôt imprégnés de substances métachromatiques, et tantôt non colorables, et comparables à des leucoplastes, et d'autre part à des éléments d'aspect mitochondrial, métachromatiques ou non colorables, dont certains peuvent encore loger des granules de fucosane, mais dont beaucoup ne peuvent être, pratiquement, distingués des chondriosomes (v. aussi fig. *b*, pl. 38).

C'est dans les tissus profonds (grandes cellules corticales et hyphes médullaires) que s'observent ces divers aspects des physodes, si démonstratifs pour la thèse ici soutenue. Dans les cellules épidermiques, qui sont du type « Yendo », tous les physodes sont volumineux, réfringents, peu plastiques, et chargés de fucosane.

i) *Les physodes des Desmarestia* (pl. 27 et 28).

Dans une note préliminaire publiée en 1931, j'ai totalement méconnu la multiplicité d'aspects des physodes des *Desmarestia*, et c'est tout à fait à tort que j'ai dit que la plupart des cellules de *D. Dudesnayi* en sont dépourvues. Je décrivais alors, outre le vacuome, dont j'ai parlé plus haut, trois choses : 1) des grains de fucosane, qui peuvent manquer dans beaucoup de cellules, et à qui seuls j'attribuais la qualité de physodes ; 2) des grains métachromatiques, que j'observais parfois libres dans les vacuoles, et dont je faisais des endochromidies de type normal ; 3) des globules labiles, mats et non colorables, que je supposais appartenir au chondriome. En réalité, les grains métachromatiques étaient des physodes métachromatiques, ou en provenaient, et s'ils pouvaient être dans la cavité des vacuoles, c'est qu'ils y étaient tombés, par suite de l'instabilité du cytoplasme ; j'avais commis à leur égard la même erreur qu'autrefois Mangelot pour les physodes à fucosane, et sans avoir, comme lui, l'excuse de n'être pas prévenu. Quant aux globules labiles, l'étude des Laminariacées montre que ce sont aussi des physodes, réduits à leur stroma d'aspect mitochondrial. Sous une au moins des trois formes observées chez les Laminaires, toutes les cellules des *Desmarestia* renferment donc des physodes.

La fig. *c*, pl. 27, montre des physodes à fucosane, souvent moniliformes, et des physodes métachromatiques, souvent étirés et pourvus d'une inclusion claire,

dans le cytoplasme pariétal des cellules épidermiques de *D. viridis*. En *d*, on voit combien, en l'absence de coloration vitale, les physodes métachromatiques sont moins réfringents que les autres, et ont l'aspect mitochondrial. La zone périnucléaire de ces cellules est, selon la règle, riche en physodes à fucosane (fig. *a* et *b*). Les uns, petits et granuleux, sont fortement colorés par le bleu de crésyle, les autres, volumineux et pyriformes, parfois pourvus d'inclusions claires, tendent vers le type « Yendo » ; ils sont très réfringents et prennent une teinte moins intense, bleu verdâtre.

Chez *D. aculeata* (fig. *e*, *f*, *g* et *h*, pl. 27) on retrouve, dans les cellules corticales, les uns et les autres subglobuleux ou étirés en filaments, des physodes à fucosane typiques, et des physodes mats, non colorables, souvent difficiles à distinguer des chondriosomes. Il y a en outre (fig. *f*.) des physodes métachromatiques à grains rouges, mais peu fréquents.

L'examen des figures *i* et *j* de la même planche, et de celles de la planche suivante, permettra de retrouver des physodes analogues chez *D. ligulata* et *D. Dudresnayi*. On remarquera, en *f* et surtout en *g*, sur cette seconde planche, comment les physodes métachromatiques, très plastiques, peuvent s'étirer en très longs filaments, qui rappellent les éléments vacuolaires métachromatiques des méristèmes des plantes supérieures. Les Laminaires ont parfois des physodes à fucosane semblablement étirés.

j) Physodes des autres Phéophycées, et remarques diverses.

1) Les physodes des *Dictyota*, des *Cylindrocarpus*, des Laminaires et des *Desmarestia*, qu'ils soient ou non chargés de fucosane, peuvent contenir des inclusions claires. Dès 1929, j'ai fait connaître l'existence de ces inclusions dans les physodes à fucosane de *Dictyopteris polypodioides* (pl. 37) et d'*Ectocarpus tomentosus* (pl. 22). Elles sont très développées chez *Arthrocladia villosa* (*m* et *n*, pl. 22), dans des physodes appendiculés entièrement chargés de fucosane. Il est probable qu'on les retrouvera chez un grand nombre d'espèces, si on se donne la peine de les rechercher systématiquement.

Ces inclusions préexistent, sur le vivant, à toute manipulation ; elle ne prennent pas les colorants vitaux ni, semble-t-il, aucun des réactifs qui colorent la fucosane ou la substance propre des physodes, l'hématoxyline par exemple. Dès 1929, j'indiquais que, chez *Dictyopteris*, on peut en voir se former rapidement de nouvelles, au cours des observations vitales, par une sorte de ségrégation de la substance des physodes (*n*, pl. 37) et que, chez *Ectocarpus tomentosus*, elles peuvent être expulsées de ceux-ci, et devenir libres dans le cytoplasme. La fig. *c*, pl. 22, permet de suivre ce dernier phénomène. Une fois libres, les inclusions des physodes sont des corps globuleux très peu réfringents, dont je n'ai pu suivre la destinée. Ils sont d'ailleurs difficiles à voir. L'étude des *Cylindrocarpus* nous a précédemment montré que les inclusions des physodes peuvent être animées de mouvements browniens au sein de ceux-ci. Chez *Laminaria flexicaulis* (*j*, pl. 30), elles peuvent être allongées en bâtonnets à bouts arrondis, changer de forme au cours de l'observation, se déplacer dans le physode, venir

faire hernie à sa surface, puis rentrer dans sa masse; des petites inclusions satellites peuvent aussi apparaître, et se réunir à la principale. Tous ces faits laissent supposer que, malgré certains aspects, il s'agit bien d'inclusions concrètes, et non pas seulement de cavités au sein des physodes. Chez les *Desmarestia*, où les physodes métachromatiques sont souvent de petits disques, la présence d'une inclusion peut leur donner, après coloration, l'aspect d'un anneau.

2) En dehors des *Dictyota*, des *Cystoscira*, des Laminariacées et des *Desmarestia*, je n'ai pas eu l'occasion d'observer des physodes mats non colorables, bien que la chose soit presque réalisée chez les *Pylaiella*. Ici aussi, il est probable que de nouvelles recherches montreraient que ce type de physodes est plus répandu qu'on pourrait le supposer. Quant aux physodes métachromatiques, on en observe parfois quelques-uns chez *Asperococcus bullosus* (d, pl. 26), chez les *Sphaecularia*, et chez *Dictyopteris polypodioides* (i, pl. 37) et leur existence apparaît donc, dès maintenant, comme un fait assez général.

k. *Physodes des zoospores.*

En 1927, j'arrivais à cette conclusion que les zoospores sont toujours pourvues de physodes, de même que les gamètes. Seuls, les spermatozoïdes des Fucacées font exception à cette règle, les physodes disparaissant dans les anthérides pendant leur formation. Je n'ai rien à ajouter à cette conclusion, sinon qu'il s'agit toujours de petits physodes granuleux à fucosane. On peut observer ces physodes chez *Ectocarpus tomentosus*, en b, pl. 22, chez *Sporochnus pedunculatus* en g, h, i et j, pl. 23, chez *Asperococcus bullosus* en e, pl. 25, et chez *Laminaria flexicaulis* en i, pl. 31. Les oogones des Fucacées, les tétraspores, les oosphères et les spermatozoïdes des Dictyotacées, les gamètes mâles et femelles des *Cutleria* contiennent des physodes analogues. Nous aurons l'occasion de revenir sur quelques-uns de ces cas. Bornons-nous ici à quelques remarques sur les zoospores des *Pylaiella* (i, pl. 24) : on y trouve souvent quelques gros physodes réfringents, peu colorables, à côté des nombreux petits physodes granuleux qui viennent d'être signalés. Ces gros physodes sont des physodes âgés, évolués vers le type « Yendo »; ils proviennent des cellules mères des sporanges. Les petits ont au contraire pris naissance au cours de la formation des zoospores, et sont donc d'une autre génération. Nous constatons ici un phénomène intéressant : la formation de nouveaux physodes dans les sporanges. Et nous voyons ces physodes nouvellement formés réaliser, comme dans les méristèmes et les cellules initiales, le type classique de grains de fucosane.

2°) Réactions chimiques et propriétés des physodes.

Il est nécessaire d'envisager les physodes sous leurs trois aspects principaux.

A. *Physodes mats, non colorables, d'allure « mitochondriale ».*

C'est surtout chez *Desmarestia ligulata* et *D. Dudresnayi* que j'ai étudié ce type de physodes. De la substance mitochondriale, ils ont d'abord l'aspect mat; toutefois, ceux de *D. ligulata* sont plus réfringents que ceux de *D. Dudresnayi*, mais ce sont là des variétés d'aspect dont les chondriosomes offrent de nombreux exemples. Ils en ont ensuite la labilité; dès que la cellule meurt, ils disparaissent, chacun d'eux éclatant et se résolvant en un amas nébuleux de fins granules, qui se perdent dans le cytoplasme altéré. Enfin, après fixation à l'eau de mer formolée, qui les conserve assez bien, ils se montrent colorables par l'hématoxyline ferrique.

On ne saurait d'autre part les confondre avec des chondriocontes vésiculisés, avec lesquels, chez les Laminaires, ils peuvent coexister. On ne saurait non plus y voir des physodes métachromatiques décolorés par réduction, par suite d'un début d'asphyxie, car nous avons vu que, chez les physodes métachromatiques, les colorations vitales conduisent rapidement à un phénomène irréversible: formation de grains rouges et explosion du physode.

B. *Physodes métachromatiques.*

C'est principalement dans l'épiderme du thalle adulte de *Laminaria flexicaulis*, qui n'en renferme pas d'autres, que j'ai étudié ce type de physodes.

Je ne reviendrai pas sur l'action du bleu de crésyle employé comme colorant vital. Elle indique déjà clairement la présence de corps voisins de la métachromatine.

Or, après fixation à l'eau de mer formolée, puis lavage, ces physodes, très bien conservés, donnent les réactions essentielles de la métachromatine: coloration rouge, résistant à la différenciation par l'éther glycérique, avec le bleu polychrome, et réaction de A. MEYER, donnant une belle coloration bleue, avec le bleu de méthylène et

l'acide sulfurique. D'autre part, ils sont aussi très bien colorés par le rouge de ruthenium, et par la safranine formolée. Bien que je n'aie pas réussi la coloration par l'hémalum, ces réactions montrent combien la substance qui imprègne ces physodes rappelle la volutine.

Cette substance est colorable en vert par l'acide chlorhydrique. C'est pourquoi ces physodes verdissent sous l'action de la vanilline chlorhydrique, avec laquelle ils ne donnent pas la réaction de la phloroglucine. Il m'a été d'ailleurs impossible, à l'aide des réactions classiques (perchlorure de fer, bichromate de K, acide chromique, ammoniacque, solution iodo-iodurée) d'y déceler des tannoïdes : ces réactifs sont sans action. Les physodes métachromatiques ne donnent pas non plus, comme le feraient des corps phénoliques, la réaction xanthoprotéique avec l'acide nitrique et l'ammoniacque.

C. *Physodes à fucosane.*

Cette dernière catégorie de physodes peut être étudiée facilement chez les *Ectocarpus*, les *Pylaiella*, et beaucoup d'autres espèces.

Nous avons déjà vu que la fucosane, substance caractéristique de ces physodes, n'est pas un hydrate de carbone, mais un complexe phénolique ou tannoïde, qui donne presque toujours la réaction de la phloroglucine avec la vanilline chlorhydrique. Ce qui a été dit des physodes du type « Yendo » de *Laminaria Cloustonii* montre toutefois que cette dernière réaction peut faire défaut ; la fucosane n'est donc pas simplement de la phloroglucine. En 1927, j'avais déjà montré que, chez les *Sphacelaria*, seuls les physodes des cellules initiales et des cellules jeunes de la zone méristématique sous-jacente donnent la réaction de la phloroglucine. Sous l'action de la vanilline chlorhydrique, ou plutôt de l'acide chlorhydrique que ce réactif renferme, les physodes des cellules âgées deviennent verdâtres, comme les physodes métachromatiques, mais moins intensément. Les physodes des cellules âgées étant encore tannifères, c'est une autre preuve que la fucosane est un complexe, et non pas seulement formée de phloroglucine. Dans les cellules âgées, celle-ci disparaît, d'autres tannoïdes persistent, et des substances métachromatiques, encore masquées par des tannoïdes, commencent à apparaître.

A leur charge de tannoïdes, les physodes à fucosane doivent la plupart de leurs propriétés. En ce qui concerne leurs réactions chimiques et leurs affinités chromatiques, on peut s'en assurer en les comparant, après fixation à l'eau de mer formolée, à celles du coagulum (sorte de bakélite) obtenu en mélangeant du formol à une solu-

tion de phloroglucine. Ce coagulum est jaune orangé; après fixation à l'eau de mer formolée, la substance des physodes à fucosane est elle aussi coagulée et jaunie.

a) D'abord, c'est à la présence du fucosane que les physodes doivent leur réfringence.

Ils sont d'autant plus brillants qu'ils donnent plus fortement les réactions des tannoïdes et de la phloroglucine, le maximum étant atteint par les physodes du type « Yendo ». En même temps que croît la réfringence, la plasticité des physodes va souvent diminuant, et ils tendent vers l'état solide. Ainsi, les physodes riches en fucosane, et particulièrement ceux du type « Yendo », peuvent, sans s'altérer, sortir des cellules coupées ou déchirées; ils conservent alors leur forme, au lieu de devenir sphériques ou de diffuser, comme feraient des gouttelettes liquides; ils conservent également leur forme s'ils tombent dans le suc vacuolaire des cellules vivantes, par suite de l'instabilité cytoplasmique; si la cellule meurt, ils ne s'altèrent que longtemps après. La consistance quasi solide et la stabilité ainsi révélées sont cependant relatives. Des physodes déjà riches en fucosane sont encore très plastiques, et fortement déformés par les courants cytoplasmiques, qui les étirent ou leur donnent un aspect amœbiforme; les colorants vitaux peuvent y faire flocculer des granules animés de mouvements browniens, indiquant un contenu liquide. On sait depuis longtemps que, si l'algue est placée dans l'eau douce, de tels physodes éclatent, par suite de l'hypotonie du milieu et de leur tension osmotique interne; je les ai vus éclater et leurs débris former un réseau tannoïde volumineux, dans des cellules altérées, mais encore vivantes, de *Myrionema vulgare*. Somme toute, un examen détaillé des faits montre que ce n'est que *grosso modo* qu'il y a parallélisme entre stabilité et faible plasticité d'une part, richesse en fucosane de l'autre. On est ainsi de nouveau conduit à cette notion que la fucosane est un complexe dont la composition exacte, variable d'un cas à l'autre, doit avoir une influence notable à cet égard.

b) Ensuite, les « grains de fucosane » donnent les réactions classiques des tannoïdes, avec les sels de fer, l'acétate de cuivre, le bichromate de potasse, ou l'acide chromique.

Comme tous les tannoïdes, les vapeurs d'acide osmique les noircissent, le nitrate d'argent les imprègne. Ils donnent la réaction xantho-protéique, et celle-ci, comme la réaction de la vanilline chlorhydrique, est bien liée à l'existence de corps à fonction phénolique. Ces deux réactions, très nettes quand on les essaie sur des algues vivantes, ne réussissent en effet plus si on opère sur des cellules longuement fixées à l'eau de mer formolée. Le coagulum phloroglucine-formol ne les donne pas davantage. C'est que, sous l'action du formol, les fonctions phénoliques doivent être bloquées.

c) La coloration vitale des « grains de fucosane » en rouge rubis par le rouge neutre, et en bleu franc, parfois quelque peu verdâtre.

par le bleu de crésyle brillant, très rapide et très intense, témoigne simplement de la très grande affinité des tannoïdes de la fucosane pour ces colorants. Le travail du cytoplasme n'y est pour rien.

Cette coloration une fois réalisée persiste, en effet, si la cellule meurt, contrairement à celle du vacuome ou des physodes métachromatiques; elle peut être obtenue pour des physodes sortis des cellules déchirées; le rouge neutre et le bleu de crésyle colorent fortement les physodes des cellules fixées à l'eau de mer formolée, exactement comme le coagulum phloroglucine-formol. L'affinité de la fucosane pour ces colorants est considérable; si on replace dans l'eau de mer pure des algues colorées vitalement, leur vacuome se décolore assez rapidement, la décoloration des physodes à fucosane est au contraire extrêmement lente. La teinte prise indique que la fucosane doit à ses tannoïdes une réaction acide. Si on traite par un alcali des cellules colorées au rouge neutre, on voit, en effet, leurs grains de fucosane changer de couleur, et virer du rouge rubis à l'orangé; en outre, ils brunissent, par suite de l'action propre des alcalis sur les tannoïdes, et de l'oxydation qui en résulte. Cette acidité de la fucosane facilite grandement l'afflux des colorants vitaux dans les physodes, comme je l'ai déjà dit; elle s'oppose au contraire à leur décoloration dans l'eau de mer pure.

Les grains de fucosane peuvent aussi être colorés vitalement en violet par le violet Dahlia; le bleu de méthylène pénètre beaucoup plus lentement et les teint en violet, pour une raison inexpiquée. Le vert Janus B les colore assez facilement, en vert; le cas échéant, chez *Pilayella*, il y fait flocculer des grains colorés, tout comme le rouge neutre; il a cependant beaucoup moins d'affinité pour la fucosane que ce dernier, car, dans un mélange en parties égales de rouge neutre et de vert Janus, les physodes se colorent en rouge.

d) A la présence de tannoïdes est aussi due l'affinité de la fucosane pour le bleu d'indophénol naissant employé vitalement.

J'ai mis cette affinité en évidence en 1927. Les physodes se colorent avant les globules lipidiques, en bleu un peu verdâtre et non en violet comme ces derniers. Ils ne donnent pas les autres réactions des oxydases ou des peroxydases, ni celles des lipides. Ils ne sont pas soudanophiles. C'est donc les tannoïdes qui fixent le bleu d'indophénol. Comme celui-ci ne colore pas les physodes fixés au formol, ni le coagulum phloroglucique, il est probable que son affinité pour les physodes procède d'un autre mécanisme que celle des colorants vitaux du vacuome, et met en jeu les fonctions des tannoïdes que le formol peut bloquer. D'ailleurs, un physode coloré par le bleu d'indophénol demeure colorable par le rouge neutre, sans que ce second colorant paraisse chasser le premier. Après cette double coloration, le physode est à la fois bleu et rouge, c'est-à-dire violet.

e) Aux tannoïdes, la fucosane doit encore de posséder certaines réactions rappelant celles de la métachromatine, ou volutine, réactions que possède aussi le coagulum phloroglucine-formol.

Après fixation à l'eau de mer formolée, les physodes à fucosane sont, comme ce coagulum et comme la volutine, colorables par le rouge de ruthénium, et

ils prennent une teinte rouge vineux avec l'hémalum. Ils sont en outre colorés spécifiquement par le bleu polychrome, et quand on différencie à l'éther glycérique on les voit tantôt rester bleus, plus ou moins verdâtres, tantôt, si la différenciation est bien conduite, devenir rouges, exactement comme s'ils étaient formés de volutine. Ils donnent aussi la réaction de A. MEYER, avec le bleu de méthylène et l'acide sulfurique dilué. On voit ainsi, dans un cas particulier, les réactions classiques de la métachromatine liées à un complexe phénolique.

Il y a là un fait qui doit retenir l'attention. Les physodes métachroatiques aussi donnent ces réactions, et se colorent par le rouge neutre et le bleu de crésyle, et pourtant ils ne renferment pas de tannoïdes. D'autre part, la comparaison avec le coagulum phloroglucine-formol ne laisse aucun doute sur le fait que, dans les physodes à fucosane, c'est aux tannoïdes que ces réactions sont liées. Elles ont d'ailleurs été observée chez *Pylaiella*, où nous avons dit que l'évolution des physodes ne comporte pas de stade métachromatique. Ainsi, comme nous l'avons déjà vu, les physodes peuvent contenir, simultanément ou non, deux choses : des colloïdes métachromatiques voisins de la métachromatine proprement dite, et des tannoïdes, constituant la fucosane. Ces deux catégories de substances sont indépendantes. Cependant elles ont des réactions assez analogues. Cela peut surprendre, et s'explique pourtant aisément : se fixent sur les physodes précisément les substances qui, quelle que soit par ailleurs leur constitution chimique, ont précisément ces propriétés, liées à certaines fonctions chimiques responsables de leur affinité par le stroma des physodes.

f) La fucosane ne donne pas l'ensemble de réactions qui caractérise les protides.

Après fixation à l'eau de mer formolée, l'acide picrique, l'éosine, le vert lumière ni le bleu coton ne la colorent, tandis que ces corps se fixent sur les pyrénoloïdes. Elle n'est pas non plus colorée par le rouge Congo, la benzoazurine 3 G, le pourpre de Hesse ou l'azoviolet. Ce n'est que chez les *Dictyota* que je l'ai vue brunir avec la solution iodo-iodurée; encore est-il probable que ce brunissement est lié à la présence de tannoïdes, non d'hydrates de carbone ou de protides. Par contre, le vert acide JEEE et le vert de méthyle colorent intensément les physodes, exactement comme les mucilages des connectifs des Diatomées.

g) Notons enfin qu'après fixation à l'eau de mer formolée les physodes à fucosane se colorent non seulement avec l'hémalum, mais

aussi, quoique moins bien, avec l'hématoxyline de Delafield, comme on le sait, et très intensément avec la safranine.

Une double coloration à la safranine et au vert lumière donne de très belles préparations, où les physodes sont rouges, les pyrénoides vert-bleu, les plastes violacés. Après fixation à l'eau de mer formolée, les physodes à fucosane ont en outre, en général, une affinité sélective considérable pour la fuschine anilinée d'Altmann, et pour l'hématoxyline ferrique. Les *Ectocarpes*, les *Pylaiella* et les *Tilopteris* m'en ont fourni de beaux exemples, et j'ai déjà signalé les variations d'affinité pour l'hématoxyline révélées par l'étude des physodes de *Cylindrocarpus*. Il est probable que si MANGENOT n'a pas observé d'affinité nette des physodes à fucosane pour l'hématoxyline ferrique, cela tient au fait qu'il a utilisé des fixateurs bichromatés, qui ont pu, en la précipitant, altérer la fucosane et modifier du même coup les propriétés du physode qui la contient.

3°) La formation des nouveaux physodes.

A. Conditions de formation, et forme sous laquelle ils apparaissent.

Deux catégories de cellules sont le siège d'une formation active de nouveaux physodes, qui encombrement littéralement leur cytoplasme : les cellules initiales et les cellules méristématiques d'une part, et, d'autre part, chez les Dictyotacées, les cellules qui vont se transformer en gamétanges ou en tétrasporanges.

En 1927, j'ai insisté sur le fait que, chez les *Sphacelaria*, les cellules génératrices des rameaux du thalle et des propagules, c'est-à-dire les « sphacelles », sont pratiquement l'unique lieu de formation des physodes. Chaque article du thalle, même après être devenu pluricellulaire, ne renferme guère d'autres physodes que ceux qu'il a reçus de la cellule initiale, quand il s'en est séparé, et ces physodes sont tous de type évolué : ils ne donnent plus la réaction de la phloroglucine, et peuvent même devenir métachromatiques. Mais si une cellule d'un article devient l'initiale d'un rameau latéral, on voit de nombreux physodes s'y former, et ces physodes sont riches en fucosane phloroglucique.

Chez les *Dictyota*, les cellules initiales sont également bourrées de physodes à fucosane, mais de nouveaux physodes se forment aussi dans les cellules qui s'en détachent. C'est que, pour constituer les segments du thalle, ces cellules doivent subir une croissance considérable ; elles ont, bien plus que chez les *Sphacelaria*, le caractère de cellules méristématiques actives. Malgré cette formation de nouveaux physodes, les cellules adultes en renferment beaucoup moins que les initiales et, comme nous l'avons vu, de type plus évolué. Mais lorsqu'une de ces cellules adultes devient un tétrasporange ou un gamétange, on voit de nouveaux physodes s'y former, en quantité considérable (*d*, pl. 37).

Chez les *Dictyopteris*, la fronde est formée de deux séries de files de cellules disposées en ordre penné par rapport à son rachis ; chaque file se termine, sur le bord du thalle, par une initiale. Celle-ci est bourrée de physodes à

fucosane, et les autres cellules ne paraissent guère avoir d'autres physodes que ceux qu'elles ont reçus de l'initiale lors de leur formation (*h.* pl. 37). Mais qu'une de ces cellules deviennent l'initiale d'un poil (poil à croissance terminale), et on verra les physodes s'y multiplier: l'initiale du poil, à son sommet, sera bourrée de physodes à fucosane (*g.* pl. 37). Qu'une autre cellule devienne un tétrasporange, et les physodes à fucosane y deviendront aussi, comme chez les *Dictyota*, extrêmement nombreux. Les tétrasporanges de *Taonia atomaria* donnent lieu à la même remarque.

Soit encore un thalle discoïde de *Myrionema vulgare*. Les cellules marginales, qui sont des initiales, sont bourrées de physodes à fucosane, ainsi que SAUVAGEAU l'avait déjà observé (*d.* pl. 22) : elles sont le lieu essentiel de la formation des physodes. Dans les poils à croissance basale, dont le thalle est couvert, les cellules très courtes de la zone méristématique basale, qui sont des initiales, sont également bourrées de physodes à fucosane (*e.* même planche).

Plus remarquables encore sont les poils d'*Asperococcus bullosus*. Ils sont de deux sortes : de poils à croissance terminale, dont les cellules méristématiques occupent le sommet, et des poils à croissance basale, dont elles occupent la base ; ces derniers sont engainés, c'est-à-dire qu'ils ont percé, au début de leur développement, la membrane de leur cellule génératrice (*f* et *g.* pl. 26). Or il arrive souvent que la cellule terminale d'un poil du premier type engendre un ou deux poils du second (*h.* pl. 26) : on obtient alors un poil mixte, à zone méristématique placée vers le milieu. Dans tous les cas, qu'elle soit basale, terminale ou intercalaire, les cellules de la zone méristématique sont bourrées de physodes à fucosane. HÆNCKEL avait décrit ses faits analogues dans les poils des *Chordaria*.

Enfin, chez les Laminaires, comme nous l'avons vu, le principal lieu de formation des physodes est la zone méristématique stipo-frondale, dont les cellules sont bourrées de gros grains de fucosane.

D'autre part, en 1927, opposant les *Pylaiella* aux *Sphacelaria*, je faisais remarquer que, contrairement à celles-ci, les premières pouvaient contenir dans toutes leurs cellules de très petits physodes granuleux à fucosane, manifestement très jeunes, et que cela était en rapport avec le fait que toutes les cellules des *Pilayella* peuvent croître et se diviser, et par conséquent ont des caractères « méristématiques ». Même chez les espèces qui, comme les *Dictyota*, ont des cellules génératrices bien différenciées, les autres cellules peuvent former de nouveaux physodes, si elles gardent des caractères méristématiques. Chez les Laminaires, nous avons vu que la plupart des cellules adultes renferment, à côté de physodes évolués de type « Yendo », de type métachromatique, ou non colorables, des physodes à fucosane, mobiles, subglobuleux, granuleux ou moniliformes, qui ont le caractère de physodes jeunes. Les cellules gardent donc longtemps une certaine aptitude à former de nouveaux physodes, mais cette aptitude va généralement en décroissant quand la cellule vieillit,

Enfin, les sporanges et les gamétanges des *Dictyotacées* ne sont pas les seuls où la formation de nouveaux physodes soit évidente, puisque, nous l'avons vu, il s'en forme dans ceux des *Pylaiella*.

De ces diverses observations se dégage une conclusion très nette, déjà formulée en 1927 et en 1930 : *la formation de nouveaux physodes est en rapport avec la jeunesse, l'activité physiologique ou le rajeunissement des cellules*. J'ajouterai aujourd'hui : *les physodes prennent naissance sous la forme de physodes à fucosane mobiles*. C'est là, constamment, leur forme jeune. Les gros physodes inertes du type « Yendo », et les formes métachromatiques ou non colorables, sont généralement des formes vieilles, évoluées selon deux sens opposés.

B. Mode de formation.

Aucun des faits observés ne permet de retenir les conceptions de HANSTEEN, selon lesquels les physodes se forment dans les phéoplastes, de KYLIN, qui les voit prendre naissance à la surface des phéoplastes, ou de MANGENOT qui, en 1922, croyait qu'ils apparaissaient dans les vacuoles, par floculation ou précipitation de certains constituants du suc vacuolaire.

HANSTEEN a confondu physodes et pyrénoides, et pris les seconds pour les premiers états des grains de fucosane. KYLIN n'a pas commis cette erreur, mais je n'ai pas retrouvé les aspects cytologiques sur lesquels il base sa théorie. Ni chez les *Asperococcus*, pour lesquels il donne des figures, ni chez les *Colpomenia*, qui en sont très voisins, ni chez aucune autre espèce je n'ai vu les physodes à fucosane jeunes groupés autour des phéoplastes. En règle générale, c'est autour du noyau que sont accumulés les physodes de tous âges, à moins qu'ils ne s'alignent, au gré des courants cytoplasmiques, selon des directions qui, très souvent, convergent vers le noyau (b, pl. 26, l, pl. 27). Les chondriosomes et les globules lipidiques sont d'ailleurs disposés de la même façon. Sans doute, sous l'action du bleu d'indophénol naissant, à la mort de la cellule, voit-on apparaître dans les phéoplastes des granules bleus, comme je l'ai montré en 1927, et pourrait-on considérer que ces granules sont tannoïdes, ce qui établirait un lien entre phéoplastes et fucosane. Mais de semblables granules apparaissent aussi chez les Algues vertes, qui n'ont pas de physodes, et ils peuvent aussi bien être lipidiques ou aldéhydiques. D'ailleurs, dans les cellules méristématiques des poils des *Myrionema*, où se forment en abondance de gros grains de fucosane, les phéoplastes sont fort peu développés, trop peu pour avoir pu engendrer les physodes. Et dans les jeunes sporanges des *Dictyotacées*, l'indépendance entre physodes et phéoplastes paraît absolue.

Quant à la théorie de MANGENOT, elle s'appuie sur un fait réel et intéressant : les physodes peuvent être libres dans la cavité des vacuoles, puis passer de là dans le cytoplasme. Mais j'ai montré, en 1929, qu'ils ne sont dans

les vacuoles que si l'instabilité cytoplasmique y détermine leur chute, comme elle peut déterminer celle de globules gras, de petites vacuoles du cytoplasme spumeux, ou même de phéoplastes. Comparant leur rentrée dans le cytoplasme à celle des petites vacuoles tombées dans les grandes, je supposais alors que chaque physode reste enveloppé d'une mince gaine cytoplasmique. C'est cette gaine qui viendrait adhérer à la paroi de la vacuole et, s'y fusionnant, y injecter le physode, par un processus dont la fig. a pl. 37, montre, chez *Dictyopteris paly-podioides*, les aspects successifs. Depuis lors, j'ai pu constater, chez les Laminaires et les *Desmarestia*, que les physodes métachromatiques peuvent, comme les autres, tomber dans le vacuome, et j'ai pu observer le mécanisme de cette chute (fig. 32) : les physodes sont d'abord entraînés dans la tête de figures d'instabilité capitées, ou dans les renflements de figures moniliformes, et deviennent libres quand le pédoncule de ces figures se rompt. Mon hypothèse se trouve donc justifiée : une couche de cytoplasme les enveloppe encore après leur chute. C'est sans doute pourquoi, une fois tombés dans les vacuoles, ils peuvent encore changer de forme ou se diviser, comme je l'ai observé chez les *Dictyopteris* (m, pl. 37). Ces faits sont bien établis, et MANGENOT lui-même a renoncé à sa conception de 1922.

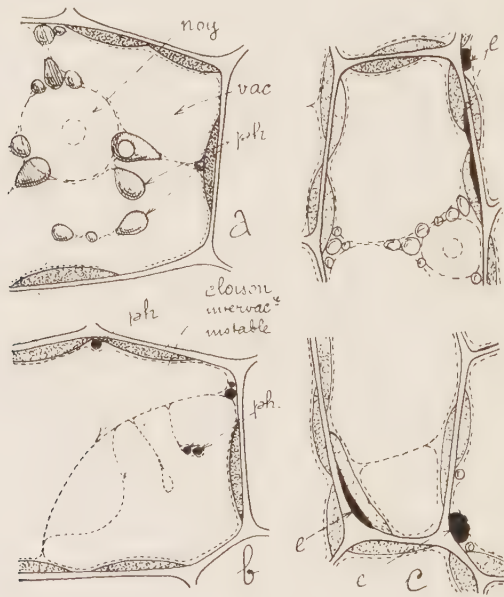


Fig. 32. *Desmarestia viridis* Lamour. — Cellules superficielles du thalle. a et b : instabilité du cytoplasme et chute des physodes *ph*, dans le vacuome (coloration vitale au bleu de crésyle); c et d : cellules avec corps *e* colorables au bleu de crésyle logés entre le cytoplasme et la membrane; ces corps représentent probablement une forme d'excrétion de la fucosane (inclusions cytoplasmiques encore non colorées).

L'étude des jeunes sporanges des Dictyotacées (*d* et *l*, pl. 37) m'a conduit à une conception nouvelle, déjà formulée en 1929, mais sous toutes réserves : *les nouveaux physodes se forment par division des physodes préexistants*. Dans ces sporanges, les phéoplastes se multiplient par divisions successives, et corrélativement, deviennent beaucoup plus petits. Parallèlement, les physodes deviennent très nombreux, beaucoup plus petits, et de taille relativement uniforme. Ils semblent donc se comporter comme les phéoplastes. De plus, beaucoup d'entre eux, même dans des conditions où les tractions cytoplasmiques n'agissent pas (physodes libres dans le vacuome) sont nettement allongés en bâtonnets, et fréquemment dicentriques, renflés à leurs extrémités en haltère ou en 8, et il semble très probable que ce soient là des formes de division.

Chez *Laminaria Cloustonii* (*f*, pl. 35), j'ai de même observé la division de physodes métachromatiques, ou du moins des aspects interprétables comme tels.

Si, en 1931, j'ai cru pouvoir affirmer que des physodes peuvent apparaître par néoformation dans certains nids de cellules superficielles et corticales chez *Desmarestia Dudresnayi*, c'est que j'ignorais alors qu'il y eût des physodes métachromatiques ou non colorables. Mon observation prouvait seulement — autre fait intéressant — *que la disparition de la fucosane est un phénomène réversible, et qu'elle peut réapparaître dans les physodes de cellules qui subissent un rajeunissement, et trouvent un regain d'activité.*

4°) Signification morphologique des physodes.

Tels sont les faits observés, et beaucoup sont nouveaux. Leur interprétation est difficile. On peut formuler trois hypothèses.

1. *Les physodes seraient des éléments spéciaux du contenu cellulaire, indépendants du vacuome, du plastidome et du chondriome.* On pourrait les comparer, par exemple, aux « élaïoplastes » des Hépatiques, qui présentent de même une remarquable affinité pour les colorants vitaux du vacuome et, d'après GAVAUDAN (1930) peuvent se présenter aussi sous la forme de boyaux filamenteux, souvent groupés en réseau, non colorables vitalement. Toutefois, il y a des différences importantes entre physodes et élaïoplastes, et GAVAUDAN les a déjà relevées. Contrairement aux physodes, les élaïoplastes font défaut

dans les cellules initiales; ils apparaissent dans les cellules jeunes, *de novo*, et sous une forme non colorable. D'autre part, nous verrons bientôt que les Phéophycées peuvent posséder des éléments distincts des physodes, qui ne sont pas sans rappeler passablement les élaïoplastes des Hépatiques.

2. *Les physodes seraient des éléments spécialisés du vacuome, des vacuoles tannifères.*

C'est la théorie actuellement défendue par MANGENOT (1930). Cet auteur se base sur la définition suivante des vacuoles, qui nous paraît beaucoup trop vague : « des inclusions aqueuses, nées au sein du cytoplasme, pouvant présenter tous les degrés de viscosité et d'hydratation, et fixant de nombreux colorants vitaux solubles dans l'eau (rouge neutre, bleu de crésyle, etc...) », et sur le fait que les physodes lui rappellent les vacuoles tannifères spécialisées des plantes supérieures (*Mimosées*, *Berberis*, *Oxalis*, *Monotropa*, etc...), qu'avaient déjà décrites WENT (1888) et KLERCKER (1888), et qui renferment des tannoïdes à phloroglucine.

Il est certain que les éléments tannifères figurés par KLERCKER dans les cellules méristématiques de *Salix caprea* rappellent considérablement les physodes des Phéophycées, et plus encore que ceux que décrit MANGENOT. D'autre part, mes recherches paraissent donner à la thèse de MANGENOT une base qui lui manquait : les physodes peuvent passer par un stade métachromatique, où ils donnent à peu près les réactions de la volutine, et où ils peuvent avoir tout à fait l'allure d'éléments vacuolaires normaux, comparables à ceux des méristèmes des plantes supérieures. La thèse de MANGENOT est donc extrêmement séduisante, et rendrait compte de la plupart des faits connus.

J'ai cependant scrupule à l'adopter. D'une part, les physodes sont manifestement plus complexes que de simples vacuoles. Les physodes du type « Yendo », et les physodes à inclusions claires, n'ont aucunement l'allure d'éléments du vacuome. D'autre part, — et la chose est plus grave — la présence des colloïdes métachromatiques dans les physodes a, jusqu'à un certain point, le caractère d'une complication secondaire plutôt que d'un fait essentiel et constant; les physodes sans fucosane et sans métachromatine ne rappellent aucunement des éléments du vacuome, mais plutôt des chondriosomes ou des leucoplastes. Au stade métachromatique comme au stade non colorable, les physodes ont d'ailleurs une labilité qui n'est pas usuelle

pour les éléments du vacuome; leur coloration vitale aboutit rapidement à leur destruction, comme nous l'avons vu. Enfin, chose remarquable, il peut y avoir, comme chez les *Desmarestia* et les Laminaires, des vacuoles spécialisées réfringentes : elles ne sont pas tannifères et paraissent tout à fait indépendantes des physodes, dont elles ont toutefois certaines propriétés, et notamment, dans une certaine mesure, la labilité.

3. Il faudrait rattacher les physodes au chondriome.

Si intéressante que devienne, du fait de la découverte des stades métachromatiques, la théorie de MANGENOT, il est une troisième conception qu'on ne peut empêcher de venir à l'esprit : les physodes seraient des chondriosomes à colloïdes métachromatiques et à tannoïdes.

Au stade non colorable, il est pratiquement à peu près impossible, dans certains cas, de distinguer les physodes des chondriosomes : ils ont mêmes aspects, même colorabilité par l'hématoxyline. Chez les *Dictyota*, les *Cystoscira* et les *Pilayella*, les physodes qui perdent leur fucosane deviennent des sortes de leucoplastes mats, plus ou moins plastiques, qu'on n'est pas tenté d'assimiler à des vacuoles. Les physodes à fucosane des *Dictyota*, des *Chorda* et des *Saccorhiza*, pourvus d'appendices d'aspect mitochondrial, ont très exactement l'allure de certains amylo- ou chloroplastes de plantes supérieures, et il en va de même des physodes filamenteux à petits grains de fucosane disposés en chapelet, communs chez beaucoup d'espèces.

Cette conception pourra sembler à beaucoup trop hardie, parce que c'est devenu un dogme que les chondriosomes ni les plastes ne prennent pas les colorants vitaux du vacuome, et que métachromatine et tannoïdes sont presque toujours contenus dans les vacuoles. Reste à savoir si cette règle, devenue classique après avoir été longtemps discutée, a une valeur absolue.

On doit reconnaître qu'il y a là une grosse difficulté. Tout d'abord, le cas des Vauchéries paraissait devoir la lever complètement. J'ai déjà dit que, chez ces algues vertes, selon P.-A. Dangeard (1925), une partie au moins des chondriosomes absorbent les colorants vitaux. Ils se comportent à peu près comme les physodes des Phéophycées; tantôt ils sont métachromatiques, et tantôt non; après coloration, il y apparaît des granules cristallins très colorés, puis le chondriosome éclate, et ces granules se répandent dans le cytoplasme. Comme P.-A. DANGEARD (1934) le fait justement remarquer, on aurait ainsi

un argument très fort pour rattacher les physodes des Phéophycées au chondriome, malgré leurs colorations vitales. Mais G. MANGENOT (1934) vient de reprendre l'étude des Vauchéries, et il résulte de son travail que, dans l'état actuel de nos connaissances, cet argument n'a guère de valeur. En effet, d'après cet auteur, les Vauchéries possèdent, côte à côte: 1) des chondriosomes typiques, non colorables par le rouge neutre ou le bleu de crésyle; 2) des éléments morphologiquement identiques aux chondriosomes typiques, mais en réalité nettement différents, tannifères et colorables. Ces derniers éléments sont des sortes de physodes, analogues à ceux que nous décrirons bientôt chez les *Tribonema*. C'est eux que P.-A. DANGEARD a pris pour des chondriosomes, mais rien ne permet d'affirmer, dans l'état actuel de la question, que c'en soient réellement, et MANGENOT y verrait plutôt des vacuoles spécialisées. Dès lors, les Vauchéries posent le même problème que les Phéophycées, et ne peuvent aider à interpréter les physodes de celles-ci.

Par contre, on ne saurait considérer comme une objection sérieuse le fait que les physodes des Phéophycées apparaissent et se multiplient essentiellement sous la forme de corps à fucosane, et ne se transforment en éléments d'aspect mitochondrial qu'en vieillissant, car il en va de même des chloroplastes, qui chez beaucoup d'Algues et chez les Muscinées, se forment et se multiplient sous l'aspect de corps pigmentés, et ne deviennent mitochondriaux que secondairement et seulement dans quelques cas particuliers.

Ainsi donc, cette troisième hypothèse aurait le mérite d'expliquer, et de façon plus complète que celle de G. MANGENOT, tous les faits révélés par une étude attentive et minutieuse d'un grand nombre d'espèces de Phéophycées. Mais il faut reconnaître qu'elle se heurte à des difficultés d'ordre théorique. C'est donc sans être pleinement affirmatif que je l'adopterai, à titre provisoire, en considérant comme *assez probable* que les physodes des Phéophycées doivent être assimilés à des *chondriosomes tannifères*, et rattachés au *chondriome*, au sens large du terme. On me permettra de ne pas aller plus loin dans ce sens, et de conclure en réclamant le bénéfice du doute.

5°) *Signification physiologique de la fucosane.*

Quelle que soit la valeur morphologique des physodes, on doit se demander quelle est la signification physiologique de la fuco-

sane qu'ils renferment lors de leur formation. Est-ce une réserve nutritive, ou un déchet ? Nous avons vu que les avis sont partagés, et la question obscure, comme d'ailleurs celle de la signification physiologique des tannoïdes, dont elle est un cas particulier.

Les faits personnellement observés me permettent de supposer que la fucosane est un déchet. En effet :

a) En règle générale, la fucosane se forme dans les cellules douées de la plus grande activité physiologique, ou dans celles qui retrouvent un renouveau d'activité : cellules initiales, cellules méristématiques, sporanges et gamétanges. Or, de par leur activité, de telles cellules sont consommatrices et non formatrices de réserves ; l'étude des globules vacuolaires des Chetophorales nous l'a bien montré. Par contre, on conçoit que leur activité entraîne un métabolisme intense, donc une intense élaboration de déchets : la fucosane en serait une des formes les plus remarquables.

Ainsi, l'hyperactivité cellulaire entraînerait une multiplication des physodes, parallèle à celle des phéoplastes (réaction morphologique) et, en même temps, la formation de déchets tannoïdes qui s'accumuleraient dans les physodes (réaction physiologique). On conçoit que ces deux réactions puissent d'ailleurs être conditionnées l'une par l'autre. Elles sont cependant susceptibles d'une certaine indépendance : chez les Laminaires, au voisinage des éraflures de la fronde adulte, les cellules réagissent et se remplissent de physodes à fucosane, et alors les deux réactions sont liées, mais, chez *L. flexicaulis*, ce sont des physodes métachromatiques, comme dans le reste du thalle, et alors seule la réaction morphologique s'est produite. Il est vrai que je n'ai pas suivi l'évolution des éraflures, et qu'il reste possible qu'au début ces physodes aient été chargées de fucosane, qui aurait ensuite disparu.

Dans le même ordre d'idées, rappelons que les physodes et la fucosane sont surtout abondantes autour du noyau, c'est-à-dire dans la région où l'activité chimique et physiologique de la cellule est maxima. Les physodes y absorbent les déchets de cette activité qui constituent la fucosane (voir page 202).

b) Quand on suit l'évolution d'une cellule détachée d'une initiale, et dépourvue de caractères méristématiques, on y voit la fucosane reçue de l'initiale tantôt disparaître progressivement (1), mais sans qu'on puisse affirmer qu'elle ait été utilisée pour les besoins nutritifs, et tantôt persister sans beaucoup de changements. La fucosane ne se comporte donc pas comme une réserve nutritive.

Les poils de *Myrionema* (c, pl. 22) fournissent un bel exemple de

(1) Les physodes passent alors au type métachromatique ou mitochondrial.

disparition de la fucosane. En allant de la zone méristématique basale vers le sommet du poil, on voit d'abord des cellules courtes, bourrées de fucosane. Puis les cellules s'allongent beaucoup, sans que la fucosane, généralement groupée autour du noyau, cesse d'être abondante. Ce n'est que lorsque la croissance de la cellule a pris fin, quand sa vitalité arrive au déclin, que les grains de fucosane disparaissent; en deux groupes polaires opposés, ils s'écartent du noyau, puis, parvenus près des extrémités de la cellule, ils diminuent progressivement de taille, jusqu'à ce qu'il n'en reste plus trace. En même temps, la dégénérescence de la cellule se traduit par la formation de globules lipidiques autour du noyau: ces globules ne dérivent pas de la fucosane, ils apparaissent avant sa disparition, et loin d'elle. Les grains de fucosane n'ont pas servi non plus à la croissance de la cellule, comme le supposait HENCKEL pour les poils des *Chordaria*, puisqu'ils ne disparaissent que lorsque cette croissance a pris fin.

Dans les *Sphacelaria*, la disparition de la fucosane est beaucoup moins complète; elle l'est encore moins dans les *Cladostephus* et chez les Dictyotacées, où toutes les cellules en sont abondamment pourvues.

c) La fucosane s'accumule dans certaines cellules, toujours situées à la périphérie du thalle, et qui ont manifestement le caractère de cellules excrétrices, fonctionnant, pourrait-on dire, comme les éléments d'un « rein d'accumulation » de Tunicier.

SAUVAGEAU (1898, 1916 et 1918) considère en effet comme excrétrices les cellules à fucosane des Myrionémacées, et les cellules de Yendo des Laminariacées. Sont des cellules à fucosane, indépendantes des cellules méristématiques: 1° les « ascocystes » des *Ascoecylus* (fig. 33); 2° les cellules en massue ou « clavules » de la surface du thalle des *Asperococcus* (d et c, pl. 25); 3° les paraphyses, également claviformes, de la surface du thalle de *Chorda filum*; 4° certaines cellules, éparses dans l'épiderme de *Scytosiphon Lomentaria*; 5° les cellules épidermiques de la fronde adulte de *Laminaria saccharina*, dans lesquelles les physodes sont groupés au pôle externe, comme il a été déjà dit (a, pl. 32); 6° les cellules de type « Yendo » qui forment plusieurs assises sous l'épiderme non seulement de *Laminaria Cloustonii* (b et c, pl. 34), mais aussi de la base de la fronde d'une Laminaria portugaise récemment étudiée par R. LAMI (1933) sous le nom de *L. iberica*; on retrouve ces cellules chez *L. pallida*, du Cap, mais situées plus profondément et groupées en une assise discontinue au

niveau des canaux à mucus; 7° les cellules des assises périphériques de diverses Fucacées, etc...

d) Enfin, on peut observer l'excrétion de la fucosane, son rejet hors du corps cellulaire.

On assiste à cette excrétion par les cellules des poils de *Myrionema vulgare* en *h*, pl. 22: les physodes, parfois altérés, sont massés contre la membrane, dans laquelle leur substance diffuse souvent sous la forme d'un manchon colorable en bleu violacé par le bleu de crésyle, avant de sortir sous la forme de gouttelettes colorables en bleu. Les cellules initiales, sur la marge du thalle peuvent, dans des conditions pathologiques, présenter le même phénomène (*d*).

Chez *Cylindrocarpus Berkeleyi* (pl. 21) cette excrétion a été observée dans des conditions qui excluent toute idée de phénomène pathologique, et revêt un aspect semblable à ce que nous avons observé pour le contenu légèrement tannifère du vacuome des Cladophoracées. En *f* et *g*, sur le vivant, après coloration au bleu de crésyle, on voit des physodes à fucosane, appliqués contre la membrane, décharger leur contenu à travers celle-ci. En *h*, *i*, *j* et *k*, sur matériel fixé, le phénomène avait un autre aspect: les physodes âgés, peu réfringents et très fortement colorables par l'hématoxyline ferrique, venaient s'appliquer à la surface externe du cytoplasme, soit sous forme de corps lenticulaires plus ou moins bombés, soit sous celle d'un mince manchon, puis le cytoplasme les enveloppait d'une gaine celluloso-pectique, et ils se trouvaient alors enkystés dans la membrane, d'où leur substance finissait par sortir par un pore percé sur la face externe.

Les ascocystes des *Ascocyclus* peuvent perdre leur fucosane, sans se vider de leur contenu cytoplasmique, comme on l'avait cru à tort, et c'est probablement par un phénomène analogue à celui que montrent la *Myrionema* (fig. 33). La membrane des ascocystes est d'ailleurs généralement enveloppée d'une gaine externe, que le bleu de crésyle, après fixation à l'eau de mer formolée, colore en violet pourpre, et qui manque autour de la plupart des rameaux ordinaires du thalle; cette gaine est peut-être en rapport avec l'excrétion de la fucosane.

Chez *Desmarestia viridis* on voit parfois, entre le cytoplasme et la membrane des cellules superficielles, des corps lenticulaires ou aplatis colorables en bleu, plus rarement en violet, par le bleu de

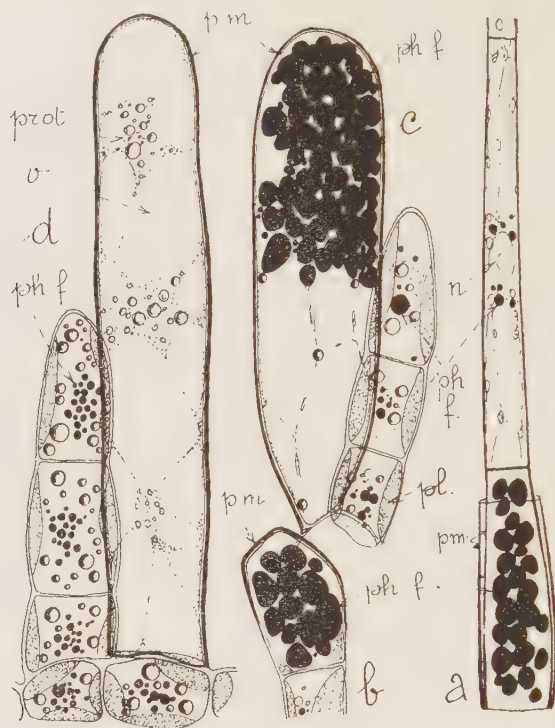


Fig. 33. — *Ascocyclus conchycola* Feldmann, fixé à l'eau de mer formolée et coloré au bleu de crésyle. *a.*: poil engainé, à croissance basilaire, avec cellule basale bourrée de gros physodes à fucosane; *b.*: cellule terminale bourrée de gros physodes à fucosane; *c.*: ascocyste bourré de gros physodes à fucosane; *d.*: ascocyste vidé de sa fucosane, non de son protoplasme. *n.*: noyau; *prot.*: protoplasme; *pl.*: phéoplastes; *v.*: vacuoles; *ph. f.*: physodes à fucosane; *pm.*: couche muqueuse colorée en violet pourpre par le bleu de crésyle, autour des ascocystes et des cellules à fucosane.

crésyle. Par analogie avec les *Cylindrocarpes*, il doit encore s'agir d'une excrétion de la fucosane (fig. 32, page 222).

Enfin, chez *Sacchoriza bulbosa*, le bleu de crésyle et la vanilline chlorhydrique révèlent que de la fucosane imprègne la lamelle moyenne, pectique, des membranes des cellules épidermiques. Il en est de même chez *Sporochnus pedunculatus*. Ici encore, on assiste donc à une excrétion de la fucosane.

Cette excrétion rappelle celle de la nicotine par le Tabac, telle que l'a décrite récemment CHAZE (1932).

Ainsi la fucosane est un déchet, qui s'accumule dans les physodes de type Yendo ou est excrété. Est-elle uniquement un déchet ? Ne peut-elle, dans certains cas, rentrer dans le métabolisme ? Je ne saurais l'affirmer. On ne doit pas oublier que la notion même de déchet est assez subjective. Selon qu'il se forme dans un fruit ou dans une graine, un glucide ou un lipide est, en effet, un excretum ou une réserve nutritive.

Par contre, je ne pense pas qu'il y ait de relations directes entre physodes et excrétion de mucus, comme semblent le penser GUIGNARD (1892) et SAUVAGEAU (1916). Certes, les Laminariacées à cellules de Yendo (g. *Undaria*) n'ont pas de canaux à mucus, et il était logique de supposer que les cellules à fucosane les remplacent. Mais *Laminaria Cloustonii* et *L. pallida* ont plusieurs couches de cellules du type Yendo, en même temps que des canaux à mucus et, chez la première, ces cellules ne sont pas en rapport avec les canaux. D'ailleurs contrairement à ce qui semblait se dégager de la description de GUIGNARD (1892) les cellules sécrétrices de ces canaux, bien que riches en physodes, m'ont paru, être comme hiver, très pauvres en fucosane, dont souvent même elles sont dépourvues.

On ne saurait non plus, avec MISS KNIGHT (1932) faire de la richesse en fucosane un caractère des cellules mâles, puisque, chez les *Fucus*, les spermatozoïdes en sont dépourvus.

6°) Physodes et globules « iridescents ».

Dans son récent *Traité d'Algologie*, P. DANGEARD (1933) dit que la cellule des Phéophycées peut renfermer, outre les physodes, des globules donnant les réactions des protides, qu'il assimile aux globules « irisants », ou « iridescents » des Algues rouges. BERTHOLD et les autres auteurs qui ont antérieurement observé ces globules ne les ont pas toujours suffisamment distingués des physodes. En 1927, je les avais décrits et figurés chez les *Dictyota*, et comparés à des pyrénoides qui seraient indépendants des phéoplastes. Depuis lors, j'ai eu l'occasion d'observer de tels globules chez des espèces assez diverses.

a) Parmi les Fucacées, les cellules du tissu profond d'*Halidrys siliquosa* renferment, logés dans l'amas périnucléaire de physodes à fucosane, deux ou trois globules assez volumineux que le bleu de

crésyle ne colore que faiblement, en bleu verdâtre. Dans les conditions d'observation, ces globules ont un double contour net, comme s'ils possédaient une enveloppe, et leur contenu est granuleux, souvent creusé de petites cavités sphériques. Quelques globules ont une forme assez irrégulière, d'autres sont parfois très petits, pas plus gros que les physodes ou les inclusions lipidiques avec lesquels ils coexistent, mais dont il est toujours facile, à cause de leur aspect granuleux, de les distinguer. Il est rare que les gros globules soient parfaitement sphériques.

Les cellules superficielles du thalle de *Cystoseira cricoides* sont pourvues de globules analogues, non sphériques, à contenu granuleux, et relativement beaucoup plus volumineux que ceux des *Halidrys*. Ils occupent le pôle interne du corps cellulaire, tandis que le pôle externe est bourré de physodes (fig. 31, page 197).

b) Les Dictyotacées paraissent généralement pourvues de tels globules. Je les ai étudiés chez *Dictyota dichotoma* où on les observe presque toujours dans la zone périnucléaire, tant dans les cellules superficielles que dans celles de l'assise médiane, où ils sont beaucoup plus développés (a et c, pl. 37). Leur substance est généralement homogène, ou du moins son hétérogénéité est beaucoup moins marquée que chez les Fucacées. Le bleu de crésyle ni le rouge neutre ne les colorent; ils ne prennent pas non plus le bleu d'indophénol naissant; ils ne sont donc ni lipidiques, ni tannoïdes, ni métachromatiques. Ils donnent la réaction xantho-protétique: n'étant pas tannoïdes, il y a donc toute chance qu'ils soient protidiques. Ils ont une labilité supérieure à celle des physodes: quand on tue les cellules, entre lame et lamelle, on voit leur contenu devenir granuleux, et aussitôt ils éclatent; c'est ainsi qu'ils disparaissent fréquemment sous l'action de l'acide chlorhydrique ou de la vanilline chlorhydrique, de la solution iodo-iodurée, et même de fixateurs comme l'eau de mer formolée ou l'alcool fort. Si la vanilline chlorhydrique ne les détruit pas, elle les colore légèrement en bleu vert. L'eau distillée les fait disparaître.

Taonia atomaria possède de même des globules, souvent localisés dans la zone périnucléaire, et de taille très variable, bien distincts des physodes et des globules lipidiques. Sur des thalles conservés depuis quelques jours au laboratoire, ils avaient un double contour et un contenu fortement granuleux, et le bleu d'indophénol naissant les

colorait en violet, comme les inclusions lipidiques, tandis que le rouge neutre les laissait incolores (e, pl. 37).

Les cellules de *Dictyopteris polypodioides* renferment de gros globules osmiophiles qui ont l'aspect de globules d'huile, mais qui ne sont peut-être rien d'autre que des inclusions du même type que les précédentes.

c) Dans les cellules corticales profondes de *Laminaria Cloustonii*, étudiées en décembre, j'ai parfois observé, indépendamment des globules gras et des divers types de physodes, au voisinage du noyau, quelques globules à double contour et à contenu granuleux. Chez *Asperococcus bullosus*, il n'est pas rare de trouver dans les grandes cellules profondes un corps réfringent irrégulier (c, pl. 26), à la vérité énigmatique, qu'on pourrait peut-être assimiler aux formations précédentes. Mais c'est surtout chez *Sporochnus pedunculatus* qu'on observe de très beaux globules « iridescents », le plus souvent en position périnucléaire (a à f, pl. 23).

La taille de ces globules est très variable; certains ne sont pas plus gros que les physodes, d'autres atteignent les dimensions du noyau. Quand ils ne sont pas altérés, leur substance est homogène, mais ils ont presque toujours un double contour, c'est-à-dire une écorce très nette. Quelquefois, il semble que cette écorce entoure une cavité, dans laquelle est logé un second globule, emboîté dans le premier (d). Les globules altérés deviennent granuleux (f), et se creusent de petites cavités arrondies.

Ces globules ont la même labilité que ceux des *Dictyota*. Quand la cellule meurt, spontanément, ou sous l'action d'un réactif comme a solution iodo-iodurée, ou même l'eau de mer formolée (qui pourtant fixe convenablement le reste du contenu cellulaire), ils sont immédiatement détruits; l'alcool les fait aussi disparaître. Ils donnent la réaction xanto-protéique, la vanilline chlorhydrique, ou plutôt l'acide chlorhydrique qu'elle renferme, s'ils ne sont pas détruits, les colore en vert-bleu. Enfin, contrairement à ceux des *Dictyota*, ils se colorent vitalement très bien par le bleu de crésyle, avec une teinte plus pâle et plus azurée que les physodes.

Ils paraissent exister dans toutes les cellules, y compris celles des poils, et même dans les cellules méristématiques de la base de ceux-ci. Mais ils disparaissent dans les sporanges (fig. g, h et i, pl. 23), où se développent au contraire beaucoup les globules lipidiques.

Ces globules, où qu'on les observe, ont donc comme caractères

communs leur altérabilité, qui se manifeste par l'apparition d'un double contour tandis que leur contenu devient granuleux, et leur labilité, qui est telle qu'un fixateur qui conserve généralement les chondriosomes des Phéophycées, comme l'eau de mer formolée, les fait au contraire disparaître. Ils donnent la réaction xantho-protéique, tandis que leur colorabilité par le bleu de crésyle ou le bleu d'indophénol naissant varie considérablement selon les espèces, et cela permet de supposer la présence permanente de protides, mélangés à d'autres substances, variables selon les cas. Leur labilité rend d'ailleurs leur étude difficile.

Cela n'est pas sans rappeler passablement les globules vacuolaires des Chlorophycées, ou ceux des Algues rouges qui, selon MANGENOT (1933), sont des corps iridescents, c'est-à-dire lumineux et irisés quand on les observe sur fond noir, éclairés par réflexion, par suite de leur structure lamelleuse et des phénomènes de réflexion et d'interférence qui en résultent. Cela rappelle aussi les globules de leucosine des Chysophycées, qui sont également des formation vacuolaires. Mais en réalité, il ne s'agit là que d'analogies. Les corps « iridescents » des Phéophycées ne sont pas homologues à des formations vacuolaires, pour la raison qu'ils ne se forment pas au dépens du vacuome, et qu'ils sont manifestement, même les plus petits, intracytoplasmiques.

Ces globules, surtout ceux des *Sporochneus*, vitalement colorables avec facilité, rappellent aussi les physodes. Je me suis demandé s'ils n'en représentaient pas un état particulier. On a parfois l'impression qu'il y a des transitions, chez les *Dictyota*, entre physodes non colorables et petits globules « iridescents ». Mais ce n'est qu'une impression. Il y a déjà de tels globules, et abondants, dans les cellules initiales des *Dictyota* comme dans le méristème des *Sporochneus*, où pourtant les physodes sans fucosane font défaut.

Ne pouvant être rattachés ni aux physodes, ni au vacuome, peut-on rapprocher ces globules de quelque chose de connu, en dehors des Phéophycées ? Je crois qu'oui, car leur aspect, leur altérabilité et leur labilité sont à peu près ceux des « oléocorps » ou « élaïoplastes », des Hépatiques, récemment étudiés par DOMBRAY (1926), POPOVICI (1927), et GAVAUDAN (1930).

II.

LES PHYSODES DES CHRYSOPHYTES.

Les Phéophycées ne sont pas les seuls végétaux pourvus de physodes tannifères. Sans même parler des éléments tannifères de *Salix caprea* décrits par KLERCKER, et dont il a déjà été question, mais dont la véritable signification demeure inconnue, ou des globules tanniques des Zygnémacées, que P. DANGEARD (1930), après bien d'autres, compare à des grains de fucosane, et dont nous avons dit que rien ne permet, jusqu'ici, d'y voir des éléments du vacuome, il est intéressant de noter que divers Chrysophytes (Hétérokontes ou Chrysophycées) sont pourvus de corpuscules ayant d'étroites analogies avec les physodes des Phéophycées, comme je l'ai déjà signalé, à propos des *Tribonema*, en 1930, et des *Monas* en 1932.

1°) *Les physodes des Tribonémacées.*

A. *Les Hétérokontes appartenant aux genres Tribonema et Ophiocytium sont généralement pourvus de corpuscules intracytoplasmiques, toujours franchement indépendants du vacuome, et ayant les propriétés des physodes à fucosane des Phéophycées.*

Chez les *Tribonema* (pl. 20), ces physodes sont en principe groupés en grappe auprès du noyau, soit en une seule masse, placée latéralement, soit en deux masses polaires. Quelques-uns peuvent en outre être épars et se déplacer dans les travées intervacuolaires et dans le cytoplasme pariétal, dans toute l'étendue du corps cellulaire. Dans certains cas, presque tous les physodes peuvent être ainsi épars. Si, comme la chose est fréquente, la cellule possède deux noyaux, chacun d'eux est flanqué d'une ou deux grappes de physodes. Quand un noyau accompagné de deux grappes se divise, chaque noyau fils emporte celle qui lui correspond; celle-ci est d'abord en position polaire, puis elle s'étend sur le côté du noyau, et finalement se subdivise en deux grappes polaires, d'abord inégales et réunies par une trainée de physodes. J'ai fait remarquer (en 1930) que cette disposition précise par

rapport au noyau fait penser à celle du vacuome des cellules animales, groupé autour du centrosome, telle que la décrit et figure PARAT (1928).

Les physodes des Tribonèmes sont beaucoup moins réfringents et, partant, beaucoup moins visibles, sans coloration, que les grains de fucosane des Phéophycées. En *c*, pl. 20, on voit qu'ils ne sont pas tous de même taille, et que les plus petits sont souvent allongés et dicentriques, en 8 ou en haltère, comme ceux des jeunes sporanges des Dictyotacées. Cela paraît indiquer qu'ils se multiplient par bipartition.

Dans certains filaments, en général abondamment pourvus de sable vacuolaire, les physodes font défaut ou, plus exactement, les colorants vitaux ne les mettent pas en évidence. Je n'ai toutefois pas constaté qu'ils fussent alors à l'état de corps d'aspect mitochondrial non colorables, mais la chose n'est pas impossible. D'autre part, ils disparaissent dans les cellules qui s'enkystent et se transforment en akinètes (*e*, pl. 20) et dans les vieilles cultures. Il se peut que leur disparition ne soit qu'apparente, et qu'ils se transforment en corpuscules non colorables, qu'on ne peut observer entre les globules d'huile qui remplissent la cellule, car dans certains akinètes le bleu de créosyle colore, indépendamment du vacuome, de fins granules métachromatiques, épars entre ces globules, et assez nombreux, qui paraissent être des physodes à l'état métachromatique.

En dehors de ces deux cas, chez l'espèce que j'ai étudiée, toutes les cellules ont des physodes, y compris les aplanospores. Je m'étonne donc que ces éléments n'aient pas été décrits par les auteurs, sauf par P.-A. DANGEARD (1916), et que HAWLITSCHKA, dans la partie cytologique de son travail (1932), ne les signale pas.

Chez les *Ophiocytium*, les physodes sont parfois également groupés auprès du noyau (fig. 29, page 183), mais ce n'est pas là le cas général, et ils sont d'ordinaire épars dans tout le corps cellulaire, surtout dans le cytoplasme pariétal. Ils sont également peu visibles sans coloration.

B. Dans l'un et l'autre cas, le contenu des physodes est tannoïde et présente les mêmes réactions, rappelant celles de la fucosane.

a) Réactions des tannoïdes : réactions classiques avec les sels de fer, l'acétate de cuivre, le bichromate de potasse; coloration rouge brun sous l'action de l'ammoniaque, plus intense et virant au rouge pourpre si un sel de cuivre est présent dans la solution (liqueur de Schweitzer, chlorure cuivreux ammo-

niacal); réaction xantho-protéique, et coloration rouge brique avec le réactif de Millon; coloration vitale (ou post-vitale) tardive, en bleu, par le bleu d'indophénol naissant; noircissement par les vapeurs ou la solution d'acide osmique, et imprégnation par le nitrate d'argent, soit par la méthode de Cajal, soit après simple fixation au formol, sans précautions spéciales. En outre, les physodes des Tribonèmes sont légèrement brunis par la solution iodo-iodurée, comme les grains de fucosane des *Dictyota*. Par contre, avec la vanilline chlorhydrique, ils ne donnent pas la coloration rouge caractéristique de la phloroglucine mais simplement, comme les grains de fucosane des cellules adultes des *Sphacclaria*, ils deviennent vert-bleu sous l'action de l'acide chlorhydrique.

b) *Colorations vitales* : les physodes des Tribonèmes ont une affinité extrême pour les colorants vitaux du vacuome, rouge neutre ou bleu de crésyle, vis-à-vis desquels ils se comportent comme des corps acides, non métachromatiques. P.-A. DANGEARD (1916) avait déjà étudié leur coloration; il suffit de traces infimes de colorant dans la préparation pour qu'elle se manifeste rapidement. Chaque physode peut se colorer dans sa totalité (c, pl. 20), ou bien il peut s'y former, sous l'action du colorant, comme dans ceux des Phéophycées, un ou plusieurs granules intensément colorés, souvent animés de légers mouvements browniens. Dans ce dernier cas, chaque grappe de physodes prend, comme dans les cellules épidermiques de *Laminaria saccharina*, un curieux aspect, qui rappelle celui d'un microscopique paquet d'œufs de grenouilles (a et b, même pl.). La coloration obtenue devient toujours rapidement intense, et rend les physodes extrêmement visibles. En outre, ils se colorent en violet par le violet Dahlia et, mais beaucoup plus lentement, en bleu par le bleu de méthylène. Enfin, comme la fucosane, le vert Janus B arrive à les colorer. Il me paraît presque certain que ces affinités tinctoriales des physodes, que leur acidité favorise, sont liées à leur teneur en tannoïdes.

c) *Résistance aux réactifs*. Une remarquable propriété des physodes des Tribonèmes, comme des grains de fucosane, est leur résistance non seulement aux fixateurs usuels (formol, acide osmique, sublimé, bichromate de K, etc...) qui, seuls ou en mélange, en assurent une très bonne conservation morphologique, mais encore aux réactifs chimiques brutaux. L'acide chlorhydrique et l'acide sulfurique concentrés, qui altèrent ou détruisent rapidement le contenu cellulaire, laissent subsister les physodes, qui deviennent réfringents et très visibles, puis virent au vert-bleu. L'acide acétique les respecte, sans les colorer. Ils résistent aussi aux alcalis. Par contre l'alcool fort les altère beaucoup, à moins qu'ils n'aient subi au préalable l'action d'un fixateur, et les rend beaucoup moins colorables, sans doute en dissolvant une partie de leurs tannoïdes. De même, après ébullition dans l'eau, on retrouve, altérés, mais bien reconnaissables, les amas de physodes; seulement ils ont perdu leurs affinités pour les colorants du vacuome. Ces dernières observations paraissent indiquer que le tannoïdes, ou plus généralement les substances colorables des physodes, sont fixés sur un stroma non colorable, altérable par l'alcool et la chaleur.

d) *Absence des réactions des lipides et des protéides*. Riches en tannoïdes, les physodes ne sont pas des inclusion lipidiques; ils ne sont pas soudanophiles et, après simple fixation au formol ou au sublimé, qui n'insolubilisent pas les corps gras, ils résistent parfaitement à l'action dissolvante de l'alcool absolu et du xylol ou du toluène. Ce ne sont pas non plus des inclusions protéiques;

ils ne sont colorés, après ou avant fixation au formol, ni par l'acide picrique, ni par l'éosine, et ils ne donnent pas la réaction du biuret.

c) *Réactions simulant celles de la métachromatine.* Par contre, tannoïdes comme la fucosane, les physodes des Tribonèmes donnent comme elle des réactions rappelant celles de la volutine. La réaction de A. MEYER les laisse colorés soit en violet, soit en bleu, selon l'origine du bleu de méthylène employé. Après fixation au formol ou au sublimé, ils sont colorés électivement en bleu ou en violet pourpre (selon l'origine du colorant) par le bleu polychrome, et leur coloration résiste à l'éther glycérique, en rouge vineux par l'hémalum, en rouge vif par le rouge du ruthénium. Par contre, je n'ai pu obtenir leur coloration par le réactif de Schiff, selon la technique de FEULGEN-REICHENOW.

f) *Affinités pour l'hématoryline ferrique, et réactions diverses.* Les physodes des Tribonèmes, fixés au formol, se colorent très bien, en noir, par l'hématoryline ferrique. Fixés par la méthode de Regaud, tantôt ils se colorent comme les chondriosomes, et tantôt ils résistent à la coloration. Il en va de même avec la fuchsine acide d'Altmann. Comme chez les Phéophycées, il semble donc que le bichromate, en précipitant leur contenu tannoïde, l'altère et lui fasse perdre une partie de ses affinités tinctoriales (1). On remarque en effet qu'après fixation par la méthode de Regaud, la coloration des physodes au bleu polychrome devient aussi pratiquement impossible.

En dehors des réactions précédentes, les physodes des Tribonèmes ont encore en commun avec la fucosane, après fixation au formol, une grande affinité pour le vert de méthyle et pour la safranine.

C. *Ainsi très analogues aux grains de fucosane, les physodes des Tribonémacées s'en rapprochent encore par le fait que leurs tannoïdes sont un déchet de l'activité végétative, qui peut être excrété.*

a) Qu'il s'agisse de déchets, et non de réserves nutritives, cela est illustré par deux faits importants. D'une part ils disparaissent, du moins en temps que corps tannifères, dans les akinètes, pourtant remplis de réserves nutritives lipidiques. D'autre part, on les retrouve intacts, tant en ce que concerne leur masse relative que leurs affinités tinctoriales, après un séjour de neuf semaines à l'obscurité, alors que les réserves lipidiques ont disparu. S'ils disparaissent dans les vieilles cultures, c'est que l'activité végétative y cesse, donc aussi la formation de ses déchets.

b) Quant à leur excrétion, elle se fait exactement comme celle de la fucosane des *Cylindrocarpus*, par enkystement des physodes désorganisés dans la membrane. La face interne de la membrane des cellules des Tribonèmes présente très fréquemment des épaissements lenticulaires, plus ou moins saillants, qui sont de deux sortes. Les uns (*n*, pl. 20, en haut), très peu visibles

(1) Il est probable que le bichromate, précipitant les tannoïdes, leur fasse perdre leurs affinités tinctoriales, et que d'autre part cette précipitation amène une destruction ou une altération profonde du stoma du physode qui lui aussi perd toute colorabilité. La même remarque s'applique aux Phéophycées, voir page 219.

sur le vivant, paraissent surtout formés de cellulose, dont ils donnent les réactions avec l'acide iodhydrique iodé, l'acide sulfurique et la solution iodo-iodurée, le chloro-iodure de zinc, la benzoazurine 3 G et le rouge Congo. Ils n'ont rien à voir avec les physodes. Les autres (*p*, pl. 20) servent de kystes à une substance disposée en masses subglobuleuses ou en strates. Souvent brunâtre, colorable en violet par le bleu de crésyle, en noir par l'hématoxyline, en rouge par le bleu polychrome, cette substance rappelle le contenu des physodes. Or, on remarque que les cellules pourvues d'épaississements de ce type sont presque toujours beaucoup plus pauvres en physodes que leurs voisines, et l'examen de nombreux filaments montre ce que ceux-ci sont devenus (*l* à *q*, pl. 20). Ils sont venus se masser contre la membrane, s'y sont désorganisés et y sont devenus métachromatiques, et c'est la masse résultant de leur désorganisation qui s'est enkystée dans la membrane, sous les aspects figurés en *p*. Comme chez les *Cylindrocarpus*, les masses ainsi enkystées finissent d'ailleurs par être expulsées au dehors, par un orifice de la face externe de la membrane, comme on le voit en *q*. Ainsi que je l'ai dit au sujet des Cladophoracées, l'excrétion par enkystement dans la membrane ainsi observée rappelle celle des essences, éliminées par un mécanisme analogue, chez les *Asarum* et diverses autres plantes supérieures, et certains cas de celle de l'oxalate de calcium.

D. Enfin, les physodes des Tribonémacées paraissent très analogues à ceux des Vauchéries, dont nous avons déjà eu l'occasion, à deux reprises, de parler (v. page 87 et page 225).

Rappelons que c'est grâce au récent travail de G. MANGENOT (1934) que les physodes des Vauchéries sont connus. Antérieurement, P.-A. DANGEARD (1925) les avait considérés comme des chondriosomes aptes à fixer les colorants vitaux de vacuome. Si notre interprétation des physodes des Phéophycées, que nous n'avancions qu'avec de multiples réserves, est correcte, il est en effet probable que les physodes des Vauchéries, et ceux des Tribonémacées, sont une variété de chondriosomes. Mais nous ne saurions trop répéter que la question ne peut être considérée comme résolue.

Notons à ce sujet que la coexistences de chondriosomes typiques et de physodes chez les Vauchéries rend la constitution cytologique de ces Algues à peu près identique à celle des Tribonémacées. Les deux côtés, ce sont les mêmes plastes, avec les mêmes pigments, la même absence d'amidon, des chondriosomes du même type, des physodes analogues, des inclusions lipidiques similaires. J'ajouterai, comme je l'ai déjà dit p. 115, que des inclusions analogues au sable vacuolaire des Tribonèmes peuvent s'observer dans le vacuome des Vauchéries, au sommet des rameaux du thalle. Il paraît donc très vraisemblable que ces Vauchéries devront être rattachées aux Xanthophycées, ainsi que le proposaient, dès 1902, BLACKMANN et TANSLEY.

2°) *Eléments cytologiques comparables aux physodes des Triboménacées, chez les Monas et les Chrysophycées.*

En 1932, j'ai attiré l'attention sur le fait que les *Monas* renferment, dans la zone périphérique de leur cytoplasme, des corpuscules sphériques extrêmement faciles à colorer vitalement par le rouge neutre et le bleu de crésyle, et non métachromatiques. PROWAZEK avait obtenu la coloration vitale de ces corpuscules par le rouge neutre dès 1897, et P.-A. Dangeard (1910) les avait décrits sous le nom de grains ou bâtonnets sous-périplastiques, chez les *Anthophysa*, où il les avait observés, après fixation, grâce aux colorations à l'hématoxyline ferrique. Cet auteur les assimilait aux « corpuscules mucifères » autrefois découverts par KLEBS (1886-88) chez les Euglènes, et qu'il avait eu l'occasion d'étudier personnellement. D'autre part, il résulte du travail de GAVAUDAN (1931) sur *Chlorochromonas polymorpha* que, chez cette espèce, manifestement apparentée aux *Monas*, ces corpuscules sont remplacés par des inclusions non métachromatiques sphériques, parfois volumineuses.

Les Chrysomonadines sont fréquemment pourvues de corpuscules sous-périplastiques, bien distincts du vacuome métachromatique, et faciles à mettre en évidence à l'aide du bleu de crésyle. La fig. 24 les montre chez un *Dinobryon*, abondants dans la moitié antérieure de la cellule, et chez une Chrysomonade palmelloïde indéterminée. GAVAUDAN (1932) les a aussi décrits et figurés chez un *Ochromonas* indéterminé. Ils paraissent fréquents, mais il ne faut pas les confondre avec les globules gras, soudanophiles, et légèrement colorables en bleu azuré par le bleu de crésyle, qui garnissent la zone sous-périplastique de quelques espèces, comme *Ochromonas crenata*, étudié par DOFLEIN (1923) et CONRAD (1930) (1).

J'ai fait remarquer que les corpuscules sous-périplastiques des Monadinées et des Chrysomonadées ressemblent beaucoup aux physodes des Tribonèmes, tels qu'on les observe dans les zoospores, sous le périplaste de la partie antérieure du corps cellulaire (fig. 27,

(1) M. P.-A. DANGEARD (1934) vient d'attirer l'attention sur le fait que les inclusions lipidiques des Algues unicellulaires et des Protistes sont parfois colorées par le rouge neutre et le bleu de crésyle. Cela semble indiquer qu'elles sont en partie formées d'oxylipoïdes.

page 174), et que ceux-ci ressemblaient à leur tour considérablement aux physodes à fucosane des zoospores des Phéophycées. Dans une zoospore de *Laminaire* (i, pl. 31), comme dans celles des *Tribonema*, les physodes sont dans la région antérieure, la région postérieure étant occupée par des globules gras. Il paraît donc très probable que les corps sous-périplastiques des *Monas* et des Chrysophycées sont, eux aussi, des physodes.

Il serait intéressant, et probablement fructueux, d'en rechercher l'équivalent dans les nombreux groupes de Protozoaires qu'à tort ou à raison certains auteurs modernes voudraient rattacher à une souche voisine des Chrysophytes. Notons par exemple que divers Amibes renferment des corpuscules sphériques que le bleu de crésyle colore en bleu franc. Les *Actinospharium* possèdent des granulations pelliculaires, décrites par BOROWSKY (1910) et SPEETH (1919), qui les croyaient protéiques ou glycoprotéiques, VONWILLER (1918) qui les colore vitalement au rouge neutre et au bleu de crésyle, RUMJANTZEW et WERMEL (1925), qui obtiennent aussi ces colorations vitales, reconnaissent l'osmophilie décrite par les auteurs précédents, mais montrent qu'il ne s'agit pas de globules lipidiques; de telles granulations rappellent passablement nos physodes. Enfin MANGENOT et POISSON (1933) viennent de décrire une Vampyrelle qui possédait, outre des vacuoles, des globules phénoliques, donnant la réaction de la phloroglucine, surtout abondants vers la périphérie du cytoplasme, et que les auteurs rapprochent des physodes des Phéophycées. Toutefois, il faut être très prudent dans l'interprétation de semblables éléments, qui peuvent être d'une toute autre nature, comme en témoignent les grains d'oxylipoides de ceraines Eponges, également colorés par le rouge neutre et le bleu de crésyle, et également acides et non métachromatiques, décrits par VOLKONSKY (1929).

P.-A. DANGEARD (1910) admettait l'homologie des corpuscules sous-périplastiques avec les corps mucifères des Euglènes. La comparaison des *Monas* aux Euglénien du g. *Anisonema*, et aux Euglènes proprement dites, telles que P. DANGEARD, en 1928, en décrivait la coloration vitale, m'a paru justifier pleinement cette supposition. Mais depuis, ayant repris l'étude d'*Euglena viridis*, et ayant comparé les résultats obtenus à ceux fournis au sujet d'*Euglena intermedia* par GRASSÉ et POISSON (1933), et à ce que m'avait donné l'étude de la Chloromonadine *Gonyostomum semen*, je suis arrivé à une conclusion nouvelle (1934). Il y a dans la zone sous-périplastique des Euglénien et des Chloromonadines deux choses distinctes, qui ont été confondues : 1° les corpuscules mucifères proprement dits, qui peuvent être métachromatiques, et sont sans doute des éléments spécialisés du vacuome, et 2° d'autres inclusions, formées d'un noyau non colorable par le bleu de crésyle, et d'une écorce très colorable, métachromatique ou non, et qui sont homologues à des trichocystes.

Si les globules et bâtonnets sous-périplastiques des *Monas* et des Chrysomonadines sont homologues à quelque chose chez les Eugléniens, c'est à ces dernières inclusions, donc à des trichocystes. Il en serait alors de même des physodes des Tribonémacées, sinon de ceux des Phéophycées, qui se trouveraient ainsi bien éloignés du vacuome, auquel on a voulu les rattacher. Cette conclusion s'accorde par contre assez bien avec l'idée que les physodes appartiennent au chondriome puisque, selon CHATTON et GRASSÉ (1929) les trichocystes des *Polykrikos* sont peut-être de nature mitochondriale, et que FAURÉ-FRÉMIET (1910) considérait comme mitochondriaux les granules péripharyngiens des Cryptomonadines, qui sont sans doute des trichocystes. Mais ce serait s'engager sur un terrain trop peu sûr que vouloir poursuivre ces homologues, et on me permettra de conclure en réclamant à nouveau le bénéfice du doute.

TROISIÈME PARTIE

Le protoplasme des Algues et l'architecture du contenu cellulaire

Dans cette troisième partie, qui servira de conclusion à ce travail, je me propose simplement de résumer sous une forme concise, et en négligeant volontairement les considérations d'ordre historique ou bibliographique, les idées qui m'ont été suggérées par l'étude des Algues, en ce qui concerne *l'organisation générale du protoplasme, son évolution*, et surtout *la structure et les propriétés du cytoplasme fondamental*.

Ce sont là des questions encore très insuffisamment connues. Il suffit d'ouvrir un traité moderne de Cytologie pour constater, par exemple, combien grande est notre ignorance, en ce qui concerne le cytoplasme fondamental. Quand on a dit qu'il est aqueux, généralement homogène, vraisemblablement colloïdal et riche en lipo-protéiques, quand on a esquissé une théorie plus ou moins adéquate de sa perméabilité sélective, de son état électrique et de son potentiel d'oxydo-réduction, étudiés le plus souvent de façon très indirecte, quand on a constaté et décrit ses mouvements et dit quelques mots de sa tension superficielle, on a à peu près épuisé le sujet. Et pourtant, il y a toutes chances que ce soit en lui que se passent les phénomènes les plus caractéristiques de la vie.

Je ne prétends pas malheureusement apporter une grosse contribution à l'étude de ces problèmes, les plus ardues de la Cytologie moderne. J'espère cependant que les quelques considérations que je vais exposer pourront avoir un certain intérêt, ne fût-ce que celui de mettre en évidence la complexité, parfois méconnue, de ces questions.

I.

L'ORGANISATION DU PROTOPLASME ET
SON EVOLUTION.

Comme toujours, les méthodes de l'anatomie comparée, trop souvent négligées par les Cytologistes, sont susceptibles de nous éclairer quelque peu. Les faits suivants paraissent bien établis.

A. *Chez les organismes les plus primitifs (les Protophytes), le protoplasme est, au moins en apparence, monophasique, mais déjà en équilibre avec une phase colloïdale aqueuse constituant un vacuome.*

Cela résulte surtout de l'étude des Cyanophycées. Si l'on néglige les inclusions lipidiques ou autres de leur contenu cellulaire, qui ont un caractère accessoire, et quelque peu accidentel, leur protoplasme ne comporte ni cytoplasme fondamental, ni chondriome, ni plastidome, mais constitue un système d'apparence homogène, que les pigments imprègnent dans sa totalité. Et pourtant, il y a déjà un vacuome, formé de petites vacuoles à contenu colloïdal, et donnant les réactions de la métachromatine ou volutine (GUILLIERMOND, 1926).

Il semble donc qu'à ce stade le protoplasme soit monophasique. Il est pourtant déjà en équilibre avec un vacuome aqueux et colloïdal. Il en va de même du protoplasme des Bactéries.

Ainsi, le vacuome n'est pas une formation comparable au plastidome ou au chondriome. Il les précède phylogénétiquement, et on n'a pas d'exemple que, du moins dans le règne végétal, il puisse faire défaut. Le protoplasme peut être homogène, mais il ne semble pouvoir exister, chez les végétaux, qu'en équilibre avec un vacuome.

Il y aurait lieu de chercher s'il n'y a pas quelque chose d'analogue en ce qui concerne les lipides, et si le protoplasme n'est pas également toujours en équilibre avec des formations lipidiques, bien que le comportement de celles-ci diffère manifestement de celui des vacuoles.

B. *Une fois quitté le domaine des Protophytes, un facteur d'hétérogénéité s'introduit, et le protoplasme devient triphasique, ses trois phases, complètement distinctes, étant le cytoplasme fondamental, le plastidome et chondriome. Bien que triphasique, il reste en*

équilibre avec un vacuome et, du moins en général, avec des formations lipidiques figurées.

Le cytoplasme fondamental est la phase enveloppante, toujours continue, non pigmentée.

Le plastidome est, au début de l'évolution (types archéoplastidiés), une phase continue. Il devient par la suite complètement et fondamentalement discontinu (types métoplastidiés).

En principe, il sert de support au complexe pigmentaire chlorophyllien de la cellule, et constitue un chromatophore. Mais ce complexe peut disparaître sans que le plastidome cesse d'être reconnaissable, sous une forme incolore généralement « mitochondriale ». En dehors de sa fonction chromatophore, le plastidome peut élaborer des grains d'amidon, des inclusions protidiques (pyrénosomes) et des carotinoïdes (granules carotinifères et stigma).

Le chondriome, qui constitue dans la cellule comme un double du plastidome, est presque toujours discontinu (chondriosomes séparés). Mais nous avons vu que chez certaines Chlorophycées à plastidome, continue, et chez de nombreuses Dinophycées, il peut être également continu, ou du moins présenter une continuité partielle très remarquable. A ces stades primitifs de l'évolution du protoplasma triphasique, la distinction entre chondriome et plastidome, malgré certaines analogies très importantes, paraît radicale. Ce n'est que secondairement que le plastidome dépigmenté peut arriver à se confondre, au moins en apparence, avec le chondriome.

Ces trois phases, primitivement confondues en une seule, et maintenant indépendantes, non transformables l'une en l'autre, ont des caractères communs. Toutes trois sont généralement décrites comme lipo-protéiques, et il est remarquable que toutes trois possèdent la propriété de se vésiculer, la formation par le cytoplasme de figures « myéliniformes » vésiculeuses, distinctes des vacuoles, correspondant à l'altération vésiculeuse du plastidome et des chondriosomes.

La distinction de ces trois phases n'est sans doute qu'une première approximation. Il est possible que tous les éléments du chondriome ou du plastidome, dans une même cellule, ne soient pas constamment équivalents. Dans une cellule d'Euglène, le corps oculiforme est presque certainement un plaste distinct des autres, passé au service de la cinétide. Chez les Phéophycées, il est de même assez vraisemblable que les physodes, dont le substrat paraît mitochondrial, soient une partie spécialisée du chondriome. Enfin, l'apparition dans le cytoplasme de certaines Algues vertes de « granula » distincts des chondriosomes, bien qu'en ayant à peu près l'aspect, indique très nettement une tendance, manifestée çà-et-là, vers un état d'hétérogénéité plus grande du protoplasme.

Dans tous les cas, la présence d'un vacuome colloïdal et plus ou moins aqueux, et probablement aussi celle de globules lipidiques, paraît un fait constant.

II.

LES PROPRIETES DU CYTOPLASME FONDAMENTAL.

L'étude des Algues les plus diverses met en évidence certaines propriétés constantes du cytoplasme fondamental.

A. Consistance et hétérogénéité.

Mise à part la question des « granula », le cytoplasme vivant est généralement décrit comme en apparence absolument homogène, et optiquement vide. C'est là une conception trop simpliste. FAURÉ-FRÉMIET (1910) a montré que, chez les Infusoires, on peut parfois reconnaître une partie homogène distincte d'une autre partie, à structure filaire. On a aussi décrit le cytoplasme des Amibes comme formé, en partant de la périphérie du corps cellulaire, de plusieurs couches successives ayant des propriétés différentes.

L'étude des Algues montre souvent la coexistence de parties animées de courants plus ou moins rapides, et de parties relativement rigides, à peu près immobiles. Cette distinction se rattache à celle de « stéréoplasme » et de « rhéoplasme » de W. J. SCHMIDT (1929).

En effet, l'étude des courants cytoplasmiques chez les Algues montre que seules certaines veines du cytoplasme sont animés de mouvements. La chose est fort nette chez les Spirogyres ou les grandes Desmidiées, chez lesquelles on voit granula et chondriosomes se déplacer sous forme de longues traînées, généralement longitudinales, dont la localisation dans le cytoplasme pariétal ne varie que faiblement au cours d'une observation. P. DANGEARD (1924) et mieux encore LEBLOND (1928), ont bien figuré ces traînées, qui correspondent au cytoplasme fluide. Des traînées analogues, parfois rigoureusement délimitées, et dont la mobilité contraste avec l'inertie du reste du cytoplasme, sont aussi visibles chez les Diatomées, où P. DANGEARD (1931) les a fort bien décrites. Chez les Vauchéries, d'après P.-A. DANGEARD (1925) elles sont faciles à observer grâce à leur réfringence un peu différente de celle du cytoplasme ambiant.

On retrouve des traînées ou des veines de cytoplasme fluide bien visibles chez diverses Phéophycées, comme je l'ai indiqué à propos des *Pylaiella* en 1927. Même dans des cellules comme celle de la fig. c, pl. 24, qui réalise un aspect fréquent chez les Algues brunes, bien qu'il n'y ait pas de veines fluides bien délimitées, le fait que les éléments figurés et les inclusions du cytoplasme sont entraînés par les courants cytoplasmiques selon des lignes définies,

qui rayonnent autour du noyau, indique l'existence dans le cytoplasme de deux parties d'inégale rigidité.

Dans les poils des *Asperococcus* (d, e et f, pl. 25) les veines fluides du cytoplasme pariétal coïncident avec l'insertion sur celui-ci des travées intervacuolaires, c'est-à-dire avec le réseau des lignes selon lesquelles il est le plus épais. Tout se passe donc comme si la couche superficielle du cytoplasme, tant vers l'extérieur qu'au contact des vacuoles, était rigide, de sorte que le cytoplasme fluide se trouve entre deux lames immobiles, et ne se manifeste que là où ces deux lames sont suffisamment écartées. Cette notion de la rigidité du cytoplasme superficiel est importante. Elle est en accord avec le fait que, chez les Diatomées, selon P. DANGEARD, les veines fluides ne sont pas à la surface du cytoplasme, mais à une certaine profondeur sous celle-ci (1).

B. Instabilité et labilité.

Au contact de l'eau ambiante ou du suc vacuolaire le cytoplasme superficiel est non seulement relativement rigide, mais encore — plus ou moins fortement, selon les cas — en état de tension. Egalement tendues sont, à l'état normal, les minces travées cytoplasmiques intervacuolaires, presque uniquement formées de cytoplasme superficiel.

De nombreux facteurs peuvent conditionner cet état de tension. On peut par exemple penser à des phénomènes comparables aux contractions musculaires. On peut aussi supposer que, la plasticité du cytoplasme n'étant pas parfaite, il réagit dans une certaine mesure à la façon d'une lame de caoutchouc à la turgescence vacuolaire. Mais il est probable, le cytoplasme n'étant ni miscible avec l'eau, ni peut-être complètement mouillable par elle, que les phénomènes de tension superficielle jouent le rôle essentiel. On sait qu'ils peuvent dépendre des substances adsorbées par la couche superficielle du cytoplasme (théorie d'OVERTON), de l'orientation des molécules ou des micelles bipolaires qui constituent cette couche (théorie de H. DEVAUX), et de son état électrique, et qu'on les a souvent invoquées pour expliquer les mouvements amiboïdes, les contractions métaboliques ou musculaires, et les phénomènes de plasmodiérèse (théories de LILLIE, de SPEK, etc...).

En 1929 et en 1931, j'ai proposé de réunir sous le nom de phénomènes d'*instabilité cytoplasmique* une série de phénomènes

(1) M. P.-A. DANGEARD a souvent attiré mon attention sur le fait que le cytoplasme pariétal des Algues est ordinairement d'une extrême minceur, dont on ne se fait pas une idée suffisante. Dans ses parties les plus minces, il se réduit à ses couches superficielles, généralement rigides,

dont le principe réside dans l'instabilité de cet état de tension, à l'intérieur ou à la surface externe des cellules vivantes. Faciles à observer chez les Algues, mais déjà bien connus chez les plantes supérieures, ces phénomènes paraissent accompagner un état de *suractivité du cytoplasme*, que l'étude des courants de cyclose permet en général de constater. Cette suractivité peut être purement physiologique, comme c'est le cas pour les cellules des poils capités des plantes carnivores, dont G. MANGENOT (1929) a donné récemment une intéressante étude. Mais elle peut être aussi d'ordre pathologique, lorsqu'elle est une conséquence des conditions d'observation entre lame et lamelle, ou des colorations vitales. C'est dans de telles conditions que j'ai observé l'instabilité cytoplasmiques chez les Algues. Il en a été souvent parlé au cours de ce travail. Elle peut se manifester de deux façons :

a) *Production de figures d'instabilité, dites « figures myéliniformes », par la surface du cytoplasme au contact du suc vacuolaire ou du milieu ambiant.*

Ces figures s'observent couramment pendant des observations vitales. Elles sont produites non seulement dans les vacuoles, mais aussi par la surface externe du protoplaste, comme le prouve l'étude de cellules nues (*Monas*) ou de cellules plasmolysées (*Cedogonium*, *b*, *c* et *d*, pl. 16).

Ce ne sont pas des figures « myéliniques », comme on l'a dit, car elles sont formées de cytoplasme normal. Chez les Spirogyres, par exemple, elles renferment des granules et des chondriosomes, et sont le siège de courants de cyclose. Celles des Phéophycées peuvent contenir des physodes.

Ce sont en principe des sortes de pseudopodes filiformes et capités. Chez les *Microspora*, où je les ai décrits en 1931, et plus encore chez les Algues rouges, où R.-W. PHILLIPS (1925) et MIRANDA (1932) les ont étudiés, ces pseudopodes endovuolaires ont une rigidité très remarquable, comme la couche superficielle du cytoplasme, dont ils émanent. Mais chez les *Stigeoclonium* et les *Draparnaldia*, ils sont souples et mobiles (*g* et *h*, pl. 2, et *u*, pl. 7), et chez les Spirogyres, d'après mes recherches comme d'après celles de LEBLOND (1928) ils sont sans cesse en mouvement, se déformant, s'allongeant, se rétractant, se dilatant ou s'amincissant constamment. C'est que chez les Spirogyres la couche superficielle du cytoplasme au contact de la vacuole, qui se déforme elle aussi incessamment, paraît très souple et fort peu rigide.

Il arrive que ces pseudopodes se rompent, et que leur tête devienne un globe cytoplasmique endovuolaire, qui peut ensuite se refusionner avec le cytoplasme pariétal. J'ai observé cette rupture dans les vacuoles de Spirogyres, dans celles des *Hormidium* (fig. 13, page 123), et à la surface externe du cyto-

plasme d'*Oedogones* plasmolysés (*b* et *c*, pl. 16), et j'ai noté que, chez les Phéophycées, elle entraîne la chute dans le vacuome des physodes, des globules lipidiques, et même de petites vacuoles ou de plastes.

Au lieu de se rompre, ils peuvent s'anastomoser entre eux et ainsi cloisonner le vacuome, en produire l'« *aggrégation* », comme je l'ai dit à propos des *Hormidium* (fig. 13, page 123) et des *Closterium* (fig. 14, page 125). Chez des Phéophycées (Laminaires) j'ai pu voir un pseudopode endovacuolaire se courber en arc, sa tête se souder à la paroi cytoplasmique de la vacuole, et l'arc ainsi formé se transformer en une coupole limitant une petite vacuole hémisphérique, découpée dans la grande.

Les figures d'instabilité ont en outre une forte tendance à se vésiculer; elles se transforment alors en ampoules finement pédonculés, en chapelets d'ampoules, en longs boyaux, ou en très grosse vésicules, souvent emboîtées les unes dans les autres, si plusieurs figures d'instabilité naissent au même point. En principe, lors de leur formation, le contenu de ces figures vésiculeuses n'absorbe pas les colorants vitaux (*d*, pl. 16). Mais lorsqu'elles se développent dans le vacuome, dont elles peuvent remplir une bonne partie de la cavité, leur contenu est formé de suc vacuolaire normal, qui a traversé leurs parois, au fur et à mesure de leur croissance. La formation des figures d'instabilité se trouve ainsi liée à des modifications de la perméabilité et du pouvoir d'imbibition du cytoplasme, et le développement des vésicules d'instabilité conduit à un second mode d'« *aggrégation* » du vacuome.

Dans les vacuoles polaires des Clostéries, on ne peut souvent préciser si c'est le cytoplasme qui émet des pseudopodes d'instabilité, ou la vacuole qui bourgeonne. Le bourgeonnement vacuolaire, qui conduit également au morcellement du vacuome en petits éléments, est, lui aussi, une manifestation de l'instabilité cytoplasmique, inverse de la production de pseudopodes. Je l'ai décrit plus haut chez les *Oedogones* (*a* et *b*, pl. 16); comme les pseudopodes, les bourgeons vacuolaires ont un long et fin pédoncule.

b) Instabilité des travées intervacuolaires.

Chez les *Microspora*, dont j'ai décrit l'instabilité cytoplasmique en 1931, on voyait la travée qui sépare les deux grandes vacuoles polaires, normalement tendue et rigide, se détendre et devenir trémulante. D'abord plane, elle arrivait ainsi à former une volumineuse hernie dans l'une des vacuoles; cette hernie s'étranglant complètement devenait d'abord une vacuole d'instabilité complètement close et pédonculée, puis, dans certains cas, libre par rupture du pédoncule. Rien ne distinguait alors une telle vacuole des figures vésiculeuses décrites plus haut.

Chez les *Desmarestia* j'ai retrouvé des phénomènes analogues. La fig. 32, page 222, montre une travée intervacuolaire détendue, en

forme de coupole, et j'ai déjà signalé l'allure tremblottante et instable des travées qui limitent les vacuoles spécialisées de ces Algues.

L'instabilité des travées cytoplasmiques met particulièrement en évidence le rôle joué dans ces phénomènes par la tension superficielle. Mais en réalité, le mécanisme physico-chimique de la production des figures d'instabilité paraît très complexe. Qu'il en résulte ou non l'aggrégation des vacuoles, quand des pseudopodes d'instabilité s'y développent, leur volume total diminue. Nous l'avons déjà noté à propos des *Hormidium*. Il semble donc que le cytoplasme s'imbibe de liquides puisés dans le vacuome, que l'équilibre entre cytoplasme et vacuome soit modifié ou rompu, parce que le pouvoir d'imbibition du premier augmente. La vésiculation des figures d'instabilité paraît être une conséquence d'une imbibition exagérée. Or, on conçoit que le pouvoir d'imbibition puisse augmenter si le cytoplasme devient plus mouillable et plus perméable, par suite d'une modification de la répartition des lipides (théories d'OVERTON) ou de l'orientation des molécules ou des micelles bipolaires (théorie de H. DEVAUX) dans sa couche superficielle, et que cela s'accompagne de variations de la tension superficielle. Ces phénomènes, qu'on ne peut malheureusement préciser davantage, peuvent être localisés en certains points, partiellement prédéterminés (zone périnucléaire, extrémités polaires du corps cellulaire), comme je l'ai noté en 1931.

Dans certains cas, chez les Tribonèmes et les Phéophycées, où le vacuome est du type spumeux, ces phénomènes peuvent revêtir un autre aspect. Le cytoplasme s'imbibant aux dépens de leur suc, les vacuoles deviennent plus petites, et prennent une forme phérique, écrasant entre elles les plastes et les autres inclusions cytoplasmiques. Il semble y avoir à la fois imbibition du cytoplasme, augmentation de la surgescence des vacuoles, comme conséquence de leur perte de volume, et augmentation de la tension superficielle du cytoplasme. Ce phénomène est comparable au dernier temps de l'aggrégation des grandes vacuoles, qui aboutit, chez les *Ulothrix*, à leur morcellement en éléments arrondis.

En 1932, j'ai considéré comme un autre effet de l'instabilité cytoplasmique le fait que les *Monas* et les Chrysomonadines expulsent, par rupture localisée, et aussitôt réparée, de leur cytoplasme superficiel, leurs corpuscules sous-périplastiques et leurs vacuoles digestives, colorées vitalelement au bleu de crésyle. Je dois reconnaître aujourd'hui que cette manifestation brutale de l'instabilité du cytoplasme a un aspect très spécial.

Enfin, on ne doit pas confondre l'instabilité du cytoplasme avec sa *labilité*, c'est-à-dire son aptitude à s'altérer profondément quand la cellule perd sa vitalité, spontanément ou sous l'action des réactifs,

La labilité varie beaucoup selon les groupes, comme en témoigne le fait que l'eau de mer formolée, qui fixe excellemment le cytoplasme de la plupart des Phéophycées, altère beaucoup celui des Dictyotacées, des *Bryopsis* et des *Codium*.

C. Perméabilité et polarisation électrique.

La tension superficielle et l'orientation des molécules et des micelles, dont il vient d'être question, sont en rapport avec l'état électrique de la surface du cytoplasme, et avec la polarisation électrique de celui-ci. Or P. GIRARD et ses élèves admettent que cette polarisation électrique conditionne la perméabilité sélective du cytoplasme, et j'ai montré en 1933 que l'étude des colorations vitales par le rouge neutre et le bleu de crésyle — colorants basiques, dont le groupe coloré est porté par un cation — paraît en effet conduire à cette conclusion.

D'abord, il est établi depuis longtemps qu'on ne saurait s'en tenir à la notion — non seulement simpliste mais absurde, du cytoplasme héli-perméable. La facilité extrême avec laquelle les colorants vitaux, malgré la taille et la complexité de leurs molécules, le traversent, suffit à le prouver.

Si on prend comme exemple la pénétration des colorants vitaux, dont l'étude est facile, on est conduit à la conclusion que trois conditions doivent être réalisées pour qu'une substance puisse pénétrer dans une cellule :

a) *Elle doit évidemment être soluble dans le cytoplasme.* — Or on sait que les colorants vitaux sont à la fois hydro — et lipo-solubles. Il semble donc que la solubilité dans le cytoplasme soit un phénomène complexe, qui mette en jeu à la fois l'hydrophilie et la lipophilie des substances qui y pénètrent. C'est ce que la théorie d'OVERTON, et celles qui en dérivent, ont voulu expliquer, mais de façon sans doute trop simpliste.

b) *Elle doit être attirée dans la cellule par des substances qui l'absorbent.* Pour le rouge neutre et le bleu de crésyle, ces substances sont les colloïdes mé-tachromatiques et les tannoïdes, eux-mêmes absorbés par le vacuome ou les phytosomes. Nous avons dit qu'il peut s'agir d'une adsorption par des colloïdes, ou d'une combinaison chimique précise, et que l'absorption du bleu d'indophénol naissant par les tannoïdes met en jeu un autre mécanisme que celle des colorants du vacuome.

c) *Enfin, il paraît nécessaire que le cytoplasmique soit électriquement polarisé dans un certain sens.* C'est le phénomène qui nous occupe ici. Le rouge neutre et le bleu de crésyle semblent ne plus pouvoir traverser le cytoplasme pour aller d'un milieu dans un autre, si le pH du premier descend au dessous d'une certaine valeur, conditionnée par celui du second. C'est pourquoi : 1° toute coloration vitale devient impossible quand le bain colorant est acide; 2° la coloration vitale des inclusions acides (tannoïdes par ex.) est possible dans un bain déjà assez acide pour empêcher la coloration du vacuome, qui est plus alcalin; 3° les inclusions acides tendent à se colorer aux dépens du vacuome et en gênent la

coloration; 4° les cellules étant ramenées dans un bain noir colorant, et neutre, les inclusions acides se décolorent beaucoup plus difficilement que le vacuome. On peut montrer que le degré d'acidité qui empêche les colorations vitales agit bien en rendant le cytoplasme imperméable aux colorants et non en provoquant la décoloration de ceux-ci dans les cellules, qu'il n'influe pas sur le pH des inclusions colorables, vacuoles ou autres, et que le mécanisme par lequel la perméabilité du cytoplasme est supprimée est entièrement réversible, et n'entraîne aucune lésion de la cellule. Ce mécanisme doit consister en une orientation des molécules ou des micelles bipolaires, ionisables et amphotères du cytoplasme, sous l'action des différences de pH entre les deux faces de celui-ci.

D. *Équilibre entre cytoplasme et vacuome.*

L'instabilité cytoplasmique dépend de l'instabilité de l'équilibre entre cytoplasme et vacuome, et cet équilibre est conditionné par le pouvoir d'imbibition du cytoplasme. A. FAMIN (1933) étudiant l'action de la température sur le volume des vacuoles, est arrivé à des conclusions analogues.

Or, nous avons eu déjà à parler de cet équilibre à propos du vacuome des Chlorophycées, et nous avons vu que non seulement la forme et la disposition, mais aussi la taille, la charge aqueuse et la croissance des vacuoles et, partant, leur concentration en colloïdes métachromatiques, sont sous la dépendance du cytoplasme. L'étude des poils des *Stigeoclonium* et des modifications du vacuome des *Rhizoclonium* sous l'action du froid est à ce sujet caractéristique. Et nous avons dit que la turgescence des vacuoles était aussi conditionnée par leur équilibre avec le cytoplasme, selon le mécanisme, encore obscur, de l'épictèse, établi par VAN RYSELBERGHE et L. LAPICQUE.

E. *Relations entre le cytoplasme et les membranes d'enveloppe des cellules végétales.*

Peut-être aussi complexes sont les relations entre cytoplasme et membrane cellulosopectique. On se représente souvent celle-ci comme aussi extérieure au cytoplasme que la coquille d'une huître par rapport à l'huître. Cette vue simpliste tend cependant à être abandonnée, surtout depuis les travaux de HANSTEEN-CRANNER et de GRAFE, et il y a lieu de supposer qu'en réalité les constituants de la membrane se déposent dans la couche périphérique du cytoplasme lui-même, comme l'admettait depuis longtemps KUNSTLER. Quand on plasmolyse une cellule, le protoplasma reste souvent rattaché à la membrane par de

fins tractus (*a* à *d*, pl. 16). On admet généralement que c'est là une simple manifestation de sa viscosité; selon les idées modernes, ces tractus maintiennent réunis le cytoplasme banal et celui qui est logé dans la membrane elle-même. Il est d'ailleurs probable qu'en vieillissant la membrane se vide de son cytoplasme, c'est-à-dire meurt.

Plusieurs observations relatives aux Algues viennent étayer cette conception.

a) Quand les physodes à tannoïdes des *Tribonema* et des *Cy'ndrocarpus* sont excrétés par enkystement dans la membrane, cet enkystement, se produit en réalité alors qu'ils sont encore dans le cytoplasme. La fig. *h*, pl. 21, où l'on voit des physodes enkystés entraînés par la contraction plasmolytique du cytoplasme, en fait foi. C'est donc dans le cytoplasme que se dépose la membrane du kyste, avant que celui-ci se soude à la membrane d'enveloppe de la cellule.

b) L'excrétion du contenu vacuolaire des *Rhizoclonium* (fig. 16) montre aussi à quel point la limite entre cytoplasme et membrane peut être indécise, puisqu'on voit ce contenu passer de l'un à l'autre.

c) Chez les *Tribonema*, on voit quelquefois des vacuoles typiques, voisines de la surface externe du corps cellulaire, s'entourer d'une membrane pectique, raccordée à la membrane d'enveloppe de la cellule, mais déposée dans les travées cytoplasmiques intervacuolaires.

D'autre part, si cette conception est exacte, et s'il est vrai que la membrane âgée se vide peu à peu de son cytoplasme, celui-ci doit montrer, dans certains cas, une adhérence avec la membrane variable selon les régions de la cellule, selon une loi déterminée. Or c'est précisément ce que met en évidence la plasmolyse des *Edogonium* (*l*, pl. 15). Dans les cellules à gaine, le protoplasme contracté reste généralement adhérent à la cloison transversale de son pôle supérieur, qui est moins âgée que celle du pôle basal. Par contre, dans les cellules à calottes, c'est à la cloison basale que le contenu cellulaire demeure attaché, et ici encore cette cloison est la dernière formée.

Nous admettrons donc qu'au moins au début de son existence la membrane imprègne le cytoplasme, et est vivante. Cela explique, entre autres, le fait, constaté par H. DEVAUX, que sa mouillabilité puisse varier à la mort de la cellule.

F. Existence d'une structure cytoplasmique infra-visible.

Bien que, dans l'état actuel des techniques, le cytoplasme paraisse dépourvu de structure, un grand nombre de faits conduisent à supposer qu'il en possède cependant une, et que ses éléments, micelles ou molécules, sont bipolaires et, en dehors de leur orientation par rapport aux surfaces, disposés selon un certain plan. La structure dont il s'agit est donc comparable, dans une certaine mesure, à une

structure cristalline ou peut-être plus exactement, à une structure mésomorphe.

Les observations, à cet égard, les plus importantes sont celles qui révèlent l'existence, au sein du cytoplasme, de lignes directrices, disposées selon un certain plan. Les inclusions cytoplasmiques (plastides, globules lipidiques, chondriosomes, physodes) et les veines de cytoplasme fluide animé de courants se disposent selon ces lignes directrices, dont ils mettent clairement l'existence en évidence, et permettent de tracer le schéma. J'ai déjà attiré l'attention sur ces faits dans les précédents chapitres, et ils ont fait l'objet d'une note préliminaire en 1932.

En même temps, on constate parfois que la cuticule ou la membrane d'enveloppe des cellules a une structure parfaitement visible au microscope, et d'ailleurs bien connue. Or, nous venons de dire que cuticule et membrane ne sont que la partie externe du cytoplasme, particulièrement rigide ou imprégnée de composés celluloso-pectiques. Comme l'a noté, il y a longtemps, KUNSTLER, constater la structure de la cuticule ou de la membrane revient donc à constater celle du cytoplasme superficiel qui lui a servi de matrice. On conçoit très mal, en effet, qu'un cytoplasme amorphe puisse engendrer quelque chose d'aussi finement et précisément structuré qu'une frustule de Diatomée. Et on sait que, dans la membrane celluloso-pectique, la cellulose et sous forme de cristallites ou de micelles bipolaires régulièrement orientés selon un plan déterminé. On ne voit pas ce qui pourrait déterminer cette orientation, sinon des forces résultant de celle des éléments du cytoplasme générateur.

Or, j'ai montré, en 1932, que les lignes directrices de la structure de la membrane celluloso-pectique coïncident avec celles du cytoplasme pariétal sous-jacent, telles que les révèlent la disposition de ses inclusions, comme on le voit en *a* et *b*. pl. 36, chez *Chorda filum*. Cette constatation me paraît donner beaucoup de force à la thèse du cytoplasme structuré.

Parmi les autres arguments qu'on peut invoquer, je me bornerai à citer le fait de la polarisation du corps cellulaire. Elle est manifestement en rapport avec l'existence de lignes directrices orientant les éléments du cytoplasme, et se manifeste par la morphologie et le comportement de la cellule. En quittant le domaine des Algues, on pourrait aussi invoquer la polarisation de l'œuf des Métazoaires et la répartition de ses localisations germinales selon un plan précis dans la couche superficielle de son cytoplasme qui, par conséquent, doit être structurée. Ce dernier exemple aurait l'intérêt de montrer que les couches superficielles du cytoplasme sont les plus fortement structurées, conclusion à laquelle conduit aussi l'étude des Algues.

Enfin, si les éléments du cytoplasme sont orientés et bipolaires, cela doit se traduire par une certaine biréfringence. Or W. J. SCHMIDT (1932) a montré que les pseudopodes des *Thalassicothoa* sont faiblement biréfringents.

L'étude des lignes directrices de la structure cytoplasmique fera l'objet du sous-chapitre suivant.

G. En résumé, l'étude des Algues conduit à accepter les théories selon lesquelles le cytoplasme est en partie formé d'éléments bipolaires.

res, amphotères et ionisables. Ces éléments sont orientés : a) par rapport aux surfaces du cytoplasme, et selon la réaction et les propriétés du milieu ambiant ; b) selon un plan caractéristique de la cellule elle-même et de son architecture intime. Je manque de données personnelles pour apprécier s'il s'agit de micelles, conformément à la théorie colloïdale, ou de grosses molécules se comportant dans une certaine mesure comme des micelles, ainsi que cela peut résulter des travaux de LOEB et de LECOMTE DE NOUY.

III.

L'ARCHITECTURE INTIME DU CONTENU CELLULAIRE PARALLELE ENTRE LES TROIS PHASES DU CYTOPLASME.

A. Quand on veut préciser les notions précédentes, on remarque que l'étude du plastidome nous avait déjà conduits à pareille conclusion. Il est en apparence dépourvu de structure, et pourtant sa morphologie, son comportement et la localisation de ses activités élaboratrices conduisent à penser que sa substance est structurée. Lui aussi est formé d'éléments orientés.

Il peut s'agir d'une orientation propre, dont les lignes directrices convergent vers des centres d'activité physiologique et d'unité morphologique : centres amylogènes et pyrénogènes. Il peut aussi s'agir d'une orientation induite, commandée par des éléments extérieurs au plastidome, et se traduisant par un rapport étroit entre la morphologie du plastidome et l'architecture du contenu cellulaire, par l'influence du noyau et de la cinétide sur cette morphologie (cellules des *Microspora*, zoospores des *Edogonium*), par l'orientation des inclusions amylacées autour des noyaux enrobés par le chromatophore (*Cladophora* étudiés par CZEPPYREK), ou par celle du pyrénôïde ombiliqué des *Platymonas*. C'est ce que nous avons traduit en disant que le plastidome est à la fois structuré et plastique, et que sa morphologie résulte d'un équilibre entre forces internes liées à sa structure et forces externes émanant du reste de la cellule.

Rappelons que le type amphipyrene, que nous considérons comme fondamental, comporte l'orientation des éléments du plastidome vers deux centres pyrénogènes axiaux, l'un antérieur et l'autre postérieur, en même temps qu'une orientation de ceux de la lame pariétale selon les méridiens du corps cellulaire.

B. La morphologie du *chondriome* est trop simple pour qu'on puisse tenter d'y retrouver l'action du même jeu de facteurs que pour le plastidome. Notons pourtant que, chez les Chætophorales les Œdogoniales et les Péridiniens, il est remarquablement parallèle à ce dernier, et que l'instabilité morphologique de celui des Phéophycées laisse supposer un équilibre entre forces internes, traduisant une structure propre, et forces externes émanant du cytoplasme.

C. Plus intéressant est l'établissement d'un *parallèle entre plastidome et cytoplasme fondamental*.

a) Comme celle du plastidome, la structure infra-visible du cytoplasme montre d'abord des lignes directrices qui lui sont propres.

Dans le cytoplasme pariétal, ces lignes directrices sont généralement longitudinales, puisque c'est en séries longitudinales que nous voyons sous leur influence, surtout chez les Chætophorales et les Œdogoniales, se disposer les éléments du plastidome et du chondriome. Souvent aussi, tout en conservant une composante longitudinale nette, elles se disposent en hélices, chacune d'elles dessinant un S ou plusieurs tours de spire, comme nous l'a indiqué la disposition hélicoïdale des éléments figurés et des inclusions du cytoplasme dans certaines cellules des *Draparnaldia*. Nous avons dit à ce sujet combien était fréquente cette disposition hélicoïdale, qu'on retrouve chez des Chlamydomonades, des Protococcales, des Œdogoniales, des *Trentepohlia*, des Cladophorales, des Desmidiées, et chez les Spirogyres. On la retrouve aussi chez des Eugléniens, accusée par la disposition des stries cuticulaires et des inclusions mucifères sous-cuticulaires, et par celle des plastes alignés sous la cuticule. En 1932, je l'ai aussi décrite chez une Phéophycée, *Chorda filum* (a et b, pl. 36), où on retrouve, dans les cellules allongées du tissu cortical, la même relation que chez les Euglènes entre la structure de la membrane et la disposition des lignes directrices du cytoplasme sous-jacent. La membrane est striée obliquement, et présente des ponctuations cruciformes indiquant deux séries de lignes directrices obliques presque

orthogonales, comme c'est souvent le cas dans les vaisseaux des parties supérieures. Les plastes et les autres inclusions du cytoplasme sous-jacent sont très nettement orientés selon les deux mêmes directions, dont l'une est d'ailleurs de beaucoup prédominante. Je crois que de tels faits, une telle « torsion » hélicoïdale de cytoplasme pariétal, si évidemment en rapport avec la structure de la membrane, ne laissent aucun doute sur l'existence d'une structure infra-visible orientée du cytoplasme. On ne peut en effet guère concevoir qu'une substance amorphe et isotrope soit orientée et tordue.

Dans le cytoplasme profond l'orientation des éléments se traduit parfois, comme dans le plastidome, par l'existence de centres d'activité physiologique et d'unité morphologique.

Ainsi, chez certaines Euglènes, comme *E. viridis* et *E. geniculata*, l'amylogénèse (formation des grains de paramylon, qui est ici une fonction du cytoplasme et non du plastidome), se concentre en un ou deux foyers, souvent pris pour des pyrénoides, et autour desquels la disposition des plastes indique clairement une disposition rayonnante des lignes directrices de la structure du cytoplasme. Ces foyers d'amylogénèse sont au cytoplasme amylogène ce que les centres amylogènes et pyrénogènes sont au plastidome archéoplastidié.

Les « cénocentres », décrits par STEVENS (1899 et 1901) et DAVIS (1900) dans les oogones des Phycomycètes, et dont M. M. WILLIAMS (1925) a retrouvé l'équivalent dans les gamétanges des *Codium*, concrétisent dans ces organes des centres d'unité morphologique qui paraissent également en rapport avec la structure intime du cytoplasme.

b) Comme celle du plastidome aussi, la structure infravisible du cytoplasme peut être polarisée par des forces émanant d'autres formations cytologiques.

Il suffit de rappeler ici la polarisation par le noyau et la cinétide, telle qu'elle se matérialise si bien, au cours de la mitose et de la cytodiérèse, par la formation d'asters et de figures analogues, même si l'aspect classique de ceux-ci est un artefact.

Même dans les cellules quiescentes des Algues, l'influence du noyau sur l'architecture cytoplasmique est souvent évidente. Le cas déjà cité des *Microspora* et des jeunes zoospores des *Oedogones*, et celui des cellules des Phéophycées, dont la structure intime est manifestement polarisée par le noyau (*Asperococcus*, a et b, pl. 26, *Colpo-*

menia, c, pl. 24, *Desmarestia*, c, pl. 27, *Laminaria*, f, pl. 34, etc...), le démontrent pleinement.

D. Ainsi, ce que nous avons appelé *l'architecture intime du contenu cellulaire* se précise peu à peu. Comme la constitution du *plastidome*, qui en est en partie un reflet, cette architecture a évolué.

a) De même que nous avons considéré comme fondamental le type de plastidome représenté par un chromatophore amphipyrene, nous considérerons comme fondamental le type d'architecture cytoplasmique correspondant, que nous permet d'observer *Euglena geniculata* : deux centres cytoplasmiques axiaux, l'un antérieur et l'autre postérieur, vers lesquels convergent les lignes directrices du cytoplasme interne, et des lignes directrices longitudinales, plus ou moins tordues en hélices, dans le cytoplasme pariétal.

b) De même que nous avons considéré comme dérivé, probablement par néoténie, le type monopyrène, nous considérerons comme dérivé le type d'architecture cytoplasmique à un seul centre axial d'*Euglena viridis*. Ce centre est antérieur, comme dans un chromatophore propyrène. M. LEFÈVRE m'a montré qu'il pouvait se diviser et engendrer un centre postérieur, rétablissant ainsi la structure fondamentale, dont il n'est donc bien qu'une ébauche demeurant en général incomplète.

c) Chez la plupart des Algues, les centres cytoplasmiques internes ne se manifestent plus. Seul le cytoplasme pariétal montre nettement des lignes directrices autonomes, longitudinales ou spiralées. C'est l'équivalent du passage à la pleuropyrenie, puis à l'apyrenie. Le cas des *Draparnaldia* et des *Edogonium* est ici très suggestif.

d) Enfin, dans les zoospores des *Edogones* et dans les cellules des *Microspora*, plus encore dans celles des Phéophycées, l'influence du noyau tend à effacer l'architecture autonome du cytoplasme, qui devient progressivement secondaire.

Il ne faut pas en conclure que chez les Végétaux ou les Animaux supérieurs le cytoplasme arrive à perdre toute structure. La disposition hélicoïdale ou fortement oblique des éléments de la membrane, dans les cellules des plantes supérieures (fibres et vaisseaux surtout), la torsion hélicoïdale de leurs spermatozoïdes, si remarquable, et la segmentation hélicoïdale de l'œuf des Annélides et des Mollusques

montrent au contraire que l'existence de lignes directrices longitudinales, plus ou moins tordues en hélice, dans le cytoplasme pariétal, si fréquente chez les Protistes et les Algues, est un phénomène d'ordre général (1).

(1) SEIFRITZ (1933) vient lui aussi d'attirer l'attention sur la fréquence des manifestations de la torsion hélicoïdale du protoplasme, et d'en souligner l'intérêt. Cet auteur arrive à des conclusions voisines des nôtres, en ce qui concerne l'organisation intime du cytoplasme.

Résumé et Conclusions

On peut résumer ainsi les idées générales auxquelles nous a conduits l'étude du cytoplasme des Algues, de ses éléments figurés et de ses inclusions.

Le *Cytoplasme* des Végétaux paraît toujours être en équilibre avec un *Vacuome* aqueux et colloïdal, et le plus souvent aussi avec des *Inclusions lipidiques*. Chez les *Cyanophycées*, il est monophasique. Chez les *Algues véritables*, seules envisagées dans ce travail, il est formé de trois phases fondamentalement distinctes :

1° Le *Cytoplasme fondamental*;

2° Le *Plastidome*;

3° Le *Chondriome*.

1° *CYTOPLASME FONDAMENTAL*. — Malgré son apparente *fluidité*, il est au moins partiellement *structuré*. Tout se passe comme s'il était formé d'éléments infravisibles polarisés et orientés.

a) L'étude de sa perméabilité montre que ces éléments (micelles ou molécules) peuvent être orientés perpendiculairement à sa surface, et que cette orientation est conditionnée par le pH des milieux ambiants (eau ambiante, et suc vacuolaire). Cette orientation dépend donc de la bipolarité électrique des éléments.

b) D'autre part, l'examen de la disposition des inclusions cytoplasmiques, les relations entre cette disposition et celle des fines stries de la cuticule ou de la membrane périphérique, et enfin l'existence, dans le cytoplasme, de foyers d'activité physiologique, qui sont en même temps des centres d'organisation morphologique, révèlent une orientation d'un autre ordre. Chez certaines Euglènes, par exemple, les éléments infravisibles du cytoplasme périphérique sont orientés selon les génératrices du corps cellulaire, rectilignes ou hélicoïdales; ceux du cytoplasme central rayonnent autour de deux foyers d'acti-

tivité physiologique, où l'élaboration du paramylon est maxima. Beaucoup d'Algues vertes et brunes ont leur cytoplasme périphérique orienté comme celui des Euglènes; par contre, la disposition radiaire du cytoplasme central tend à s'effacer.

Ainsi constitué, le cytoplasme est en équilibre avec les milieux ambiants, et cet équilibre est instable. Son organisation intime elle-même dépend, en partie, de l'influence du noyau et de la cinétide.

2° *PLASTIDOME*. — Au début de l'évolution phylogénétique, il est continu, comme le cytoplasme fondamental, dont il reproduit la disposition (chromatophore complexe, état *archéoplastidié*). Ensuite, il se fragmente en plastes indépendants (état *métaplastidié*). Comme le cytoplasme fondamental, avec lequel il peut être mis en parallèle, il est plastique, mais cependant structuré. Sa structure se traduit, entre autres, par l'existence de foyers d'activité physiologique plus ou moins différenciés, qui sont aussi des centres d'organisation morphologique. En ces foyers tend à se localiser l'amylogénèse. Si le potentiel physiologique devient suffisant, chaque foyer devient un pyrénoïde structuré, comprenant : 1) un stroma structuré; 2) des pyrénosomes lipo-protidiques; 3) une enveloppe de plaques amy-lacées. Le mode de formation des pyrénoides, bien différent de ce qui est généralement admis, et leur comportement pendant la division cellulaire, s'accordent pleinement avec cette conception.

Le *Plastidome* est essentiellement formé par un *stroma* « *mitochondrial* », qu'imprègne un *complexe chorophyllien*. Il peut engendrer des granules qui s'imprègnent de *carotinoïdes*. Le *stigma* des zoo-éléments des Algues est un tel granule, d'aspect spécial (leucostigma) imprégné de carotène.

Les divers *types morphologiques de plastidome* observés chez les Algues peuvent être interprétés et rattachés les uns aux autres en faisant intervenir les deux notions suivantes :

a) la morphologie du plastidome dépend d'une sorte d'équilibre entre des facteurs qui sont liés à sa structure intime, et d'autres qui dépendent de la structure et des propriétés du cytoplasme ambiant, c'est-à-dire de l'architecture générale du contenu cellulaire;

b) l'évolution morphologique du plastidome est, pour partie, le résultat d'hétérochronismes au cours du développement, qu'il s'agisse

de phénomènes de *néoténie* ou, au contraire, de la *réalisation anticipée de stades de prédivison des cellules*).

3° *CHONDRIOME*. — Formé de grains ou de filaments de substance « mitochondriale », il paraît exister chez toutes les Algues vertes ou brunes. Il est fondamentalement différent du plastidome. Comme ce dernier, il prend, chez beaucoup d'Algues vertes et chez diverses Dinophycées, l'aspect d'un système continu, de sorte qu'on peut admettre que lui aussi a évolué de l'état continu vers l'état discontinu.

Il y a d'assez bonnes raisons de croire que les *Physodes* des Phéophycées sont des chondriosomes, qui s'imprègent : a) d'un complexe rappelant la vultine; b) de tannoïdes phlorogluciques. Ces tannoïdes constituent les « grains de fucosane ». Ils se forment dans les cellules actives, et peuvent être excrétés. Ils représentent donc un déchet de la nutrition.

Les *physodes* des Phéophycées paraissent avoir leurs homologues chez les Chrysophytes (*physodes* des Tribonèmes, prétendus « corps mucifères » des Monas). Ils sont aussi peut-être homologues aux « trichocystes » des Euglènes et des Choromonadines.

4° *VACUOME*. — Le contenu des vacuoles est fort complexe. On y peut trouver, outre l'eau : 1) des *cristalloïdes* dissous, déterminant pression osmotique et turgescence; 2) des *colloïdes* dissous, variés, dont certains (colloïdes métachromatiques) sont responsables des colorations vitales du vacuome; 3) des *tannoïdes*; 4) des *sphéroïdes* mucilagineux ou protidiques, qui sont des substances de réserve, et dont on doit rapprocher la *leucosine* des Chrysophycées; 5) des *granules d'aspect sableux*, de nature très variable selon les cas (Sulfate de Ca, glucides, protides, etc...)

La morphologie du vacuome dépend d'un équilibre assez instable avec le cytoplasme. Il en va de même de son degré d'hydratation : il dépend de la teneur en cristalloïdes osmotiques, mais celle-ci paraît dépendre beaucoup plus d'un équilibre avec le cytoplasme que de la teneur en colloïdes. C'est en quoi consiste l'*épictèse*, de V. Rysselberghe et L. Lapique.

Les colorations vitales au rouge neutre et au bleu de crésyle sont conditionnées par la polarisation électrique du cytoplasme.

Elles consistent en une absorption du colorant par les colloïdes ou les tannoïdes vacuolaires. Dans le cas normal, ce sont les colloïdes métachromatiques qui interviennent, dans un suc vacuolaire probablement alcalin.

Enfin, chez les Cladophores, on peut assister à l'excrétion du contenu vacuolaire (qui contient des tannoïdes), par enkystement dans la membrane, selon un mécanisme qui s'observe aussi pour les physodes des Phéophycées et des Tribonèmes.

PLANCHES

PLANCHE I

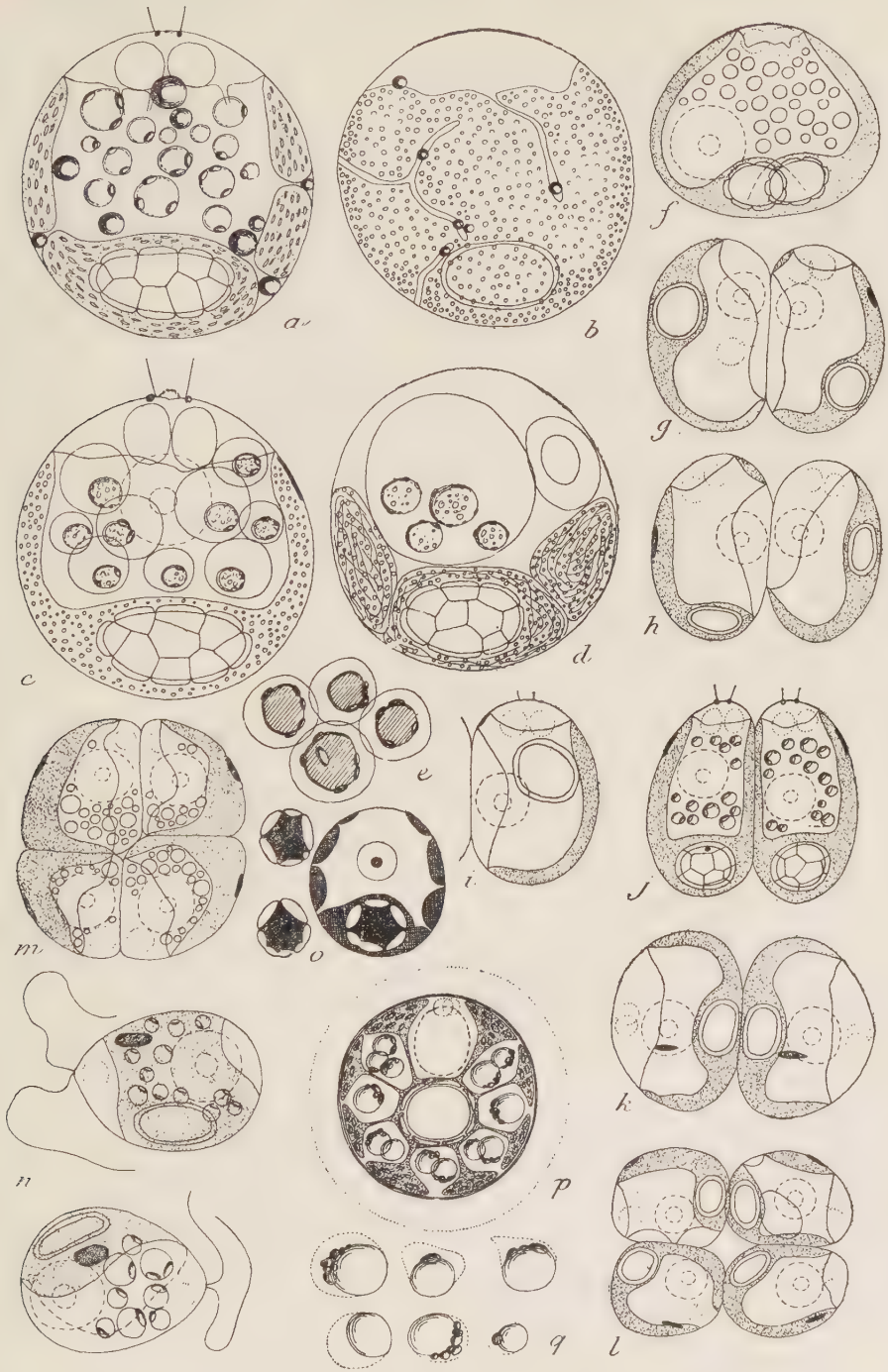
TETRASPORA *SP.* cf. LUBRICA

- a.* — Coupe optique longitudinale. — Chromatophore urcéolé perforé, à pyrénioïde basal, contenant de nombreux petits grains d'amidon. — Vacuome dont chaque élément est rempli par un globule solide portant des calculs réfringents à sa surface. — Globules lipidiques ayant tendance à se porter à la périphérie de la cellule, par les perforations du chromatophore. — Deux vésicules pulsatiles antérieures.
- b.* — Vue superficielle. — Chromatophore amylicifère fissuré.
- c.* — Cellule en voie d'altération au cours d'une coloration vitale: les vacuoles deviennent volumineuses autour des globules vacuolaires altérés. — Stigma et noyau visibles.
- d.* — *Idem.* altération plus prononcée: les vacuoles se fusionnent, le chromatophore prend une structure fibrillaire, le noyau est rejeté sur le côté.
- e.* — Quatre éléments du vacuome, avec leurs inclusions colorées vitalement par le rouge neutre (globules vacuolaires rouges, calculs incolores).
- f, g, h, i, j.* — Stades successifs d'une première bipartition. — Evolution du pyrénioïde, qui persiste et se divise, et du chromatophore, d'abord pleural et pleuropyrène dans les jeunes cellules filles. — Noyau, vésicules pulsatiles et stigma figurés.
- k, l.* — La bipartition suivante.
- m.* — Cellule divisée en quatre zoospores; le pyrénioïde a disparu. — Noyau, stigma et vésicules pulsatiles figurés.
- n.* — Deux zoospores, pleuropyrènes à chromatophore pleural. — Remarquer la structure du stigma. — Vacuome identique à celui des cellules végétatives.
- o.* — Cellule fixée au Zanker-formol et colorée à l'hématoxyline, coupe optique. Structure du pyrénioïde, dont les plaques amylacées peuvent se diviser. — A côté, deux autres pyrénioïdes.

ASTEROCOCCUS *SP.*

- p.* — Coupe optique d'une cellule, montrant la structure du chromatophore et la disposition du vacuome.
- q.* — Éléments du vacuome, identiques à ceux des *Tetraspora*.

(Le *Tetraspora* figuré sur cette planche provient de l'hippodrome de la Roche-sur-Yon; l'*Asterococcus*, des étangs de Rambouillet).



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche I. — Tetraspora et Asterococcus

PLANCHE II

STIGEOCLONIUM PROTENSUM KÜTZ.

(observations vitales)

- a. — Chromatophore, chondriome, vacuome et globules lipidiques dans les poils hyalins du thalle. — Noter l'inégal développement des deux parties de la cellule séparées par le noyau: la partie basale est très allongée.
- b. — Chromatophore (avec pyrénoides et amidon) chondriome et globules lipidiques dans une cellule végétative ordinaire (vue superficielle.).
- c. — Formation des zoospores. Le chromatophore demeure fenêtré; les pyrénoides et le stigma sont situés sur la face latérale de la cellule. Dans les vacuoles, sphéroïdes colorés vitalement en violet pourpre par le bleu de crésyle. Globules lipidiques dans le cytoplasme.
- d. — Trois zoospores. Chromatophore pleuro-pléopyrène, urcéolé, à lame pariétale fissurée ou fenêtrée, et portant un stigma qui, dans l'une des zoospores, s'est résolu en une double file de granules pigmentés. Globules vacuolaires et globules lipidiques comme dans le cas précédent; en outre, vésicules pulsatiles..

STIGEOCLONIUM TENUE KÜTZ.

(observations vitales)

- e. — Six cellules montrant la structure du chromatophore pleuro-pléopyrène, à bords plus ou moins digités, et pouvant présenter des files de perforations, et celle du chondriome filamenteux, parfois ramifié, pouvant se subdiviser en chondriocotes. Noyaux et globules lipidiques figurés.
- f. — Deux autres cellules. — Mêmes remarques. — Dans celle du haut, le chondriome est altéré et vésiculisé.
- g. — Vésiculation du chondriome (cellule du bas). — Vésicules d'instabilité (cellule du haut).
- h. — Coexistence, dans une cellule, d'un chondriome inaltéré et de figures d'instabilité: une vésicule et cinq pseudopodes endovacuolaires capités.
- i. — A gauche, chondriome intact et ses rapports avec les globules lipidiques. — A droite, chondriome altéré, vésiculisé.

(La détermination de ces deux espèces est douteuse; la première a été récoltée à la Roche-sur-Yon, la seconde dans le jardin de l'ancien laboratoire de Cryptogamie du Muséum, à Paris).



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche II. — Stigeoclonium

PLANCHE III

STIGEOCLONIUM TENUE (*suite*)

- a.* — Trois cellules, fixées au Zenker formol et colorées à l'hématoxyline ferrique. — Chromatophore avec perforations, amidon et pyrénoides. — Chondriome formé de chondriocontes disposés en files ramifiées, et de quelques rares globules mitochondriaux. — Noyau figuré dans une des cellules.

STIGEOCLONIUM PROTENSUM (*suite*)

- b.* — Trois cellules, fixées au Regaud-picrique et colorées à l'hématoxyline ferrique. — Mêmes remarques.

CHÆTOPHORA ELEGANS AG.

- c.* — Cellules végétatives normales, fixées au Zenker formol et colorées à l'hématoxyline ferrique. — Mêmes remarques.
- d.* — Cinq cellules des poils hyalins, fixées au Zenker-formol et colorées à la fuchsine d'Altmann. — Ces cellules montrent la réduction progressive du plastidome, et l'indépendance du chondriome, formé de chondriocontes et de globules mitochondriaux.



M. CHADEFAUD, DEL.

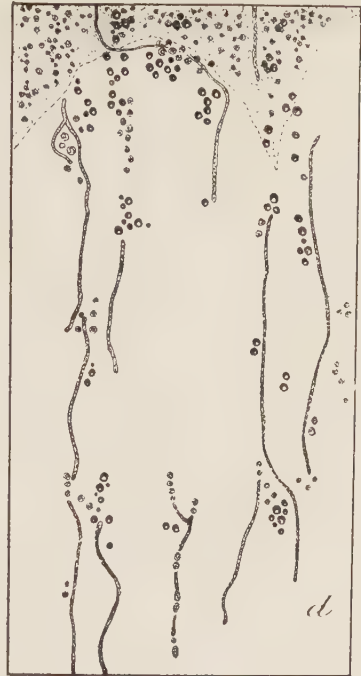
Planche III. — Stigeoclonium et Chætophora

PLANCHE IV

DRAPARNALDIA GLOMERATA AG.

(*Observations vitales*)

- a.* — Plastidome et chondriome des grandes cellules de l'axe du thalle, au moment de la récolte.
- b.* — *Idem*, après deux jours en milieu confiné, au laboratoire. — La figure montre un globule vacuolaire (en haut et à droite) et le noyau subpolygonal. — Indépendance du chondriome et du plastidome, ainsi que du chondriome et du noyau.
- c.* — Portion d'une grande cellule de l'axe du thalle, montrant le bord du chromatophore, le chondriome formé de filaments ramifiés et anastomosés, pouvant se subdiviser en chondriocontes, les granula, et les globules lipidiques.
- d.* — Portion d'une autre grande cellule de l'axe du thalle, dans laquelle les chondriocontes paraissent se résoudre en chapelets de granula.



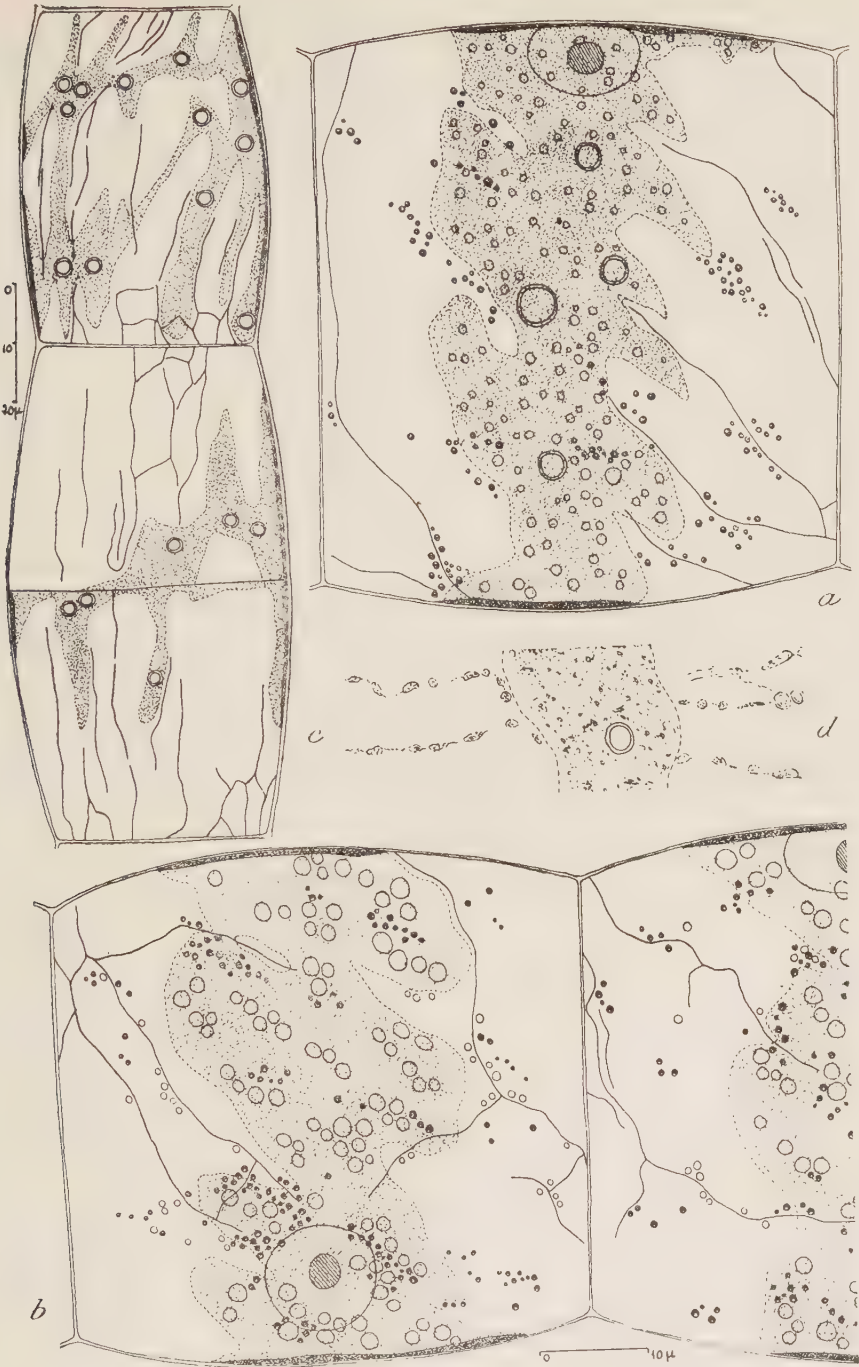
M. CHAFEDAUD, DEL.

PLANCHE V

DRAPARNALDIA GLOMERATA (*suite*)

(*Observations vitales*)

- a* et *b*. — Grandes cellules de l'axe du thalle, montrant une structure hélicoïdale qui se manifeste par l'aspect du chromatophore, la disposition des filaments du chondriome et celle des amas de granula et de globules lipidiques.
- c*. — Cellules de l'axe du thalle, à chromatophore transformé en un système de rubans anastomosés. — Dans la cellule du bas, le chromatophore s'est divisé au cours d'une cytodivision récente.
- d*. — Altération intense du chondriome sous l'action d'une solution d'acide acétique à 2 p. 100. — Quelques minutes après, le chondriome devient très difficile à retrouver dans le cytoplasme granuleux.



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche V. — Draparnaldia

PLANCHE VI

DRAPARNALDIA GLOMERATA (*suite*)

(*Observations vitales ou post-vitales*)

- a.* — Portion de rameau assimilateur: plastidome et chondriome (vital).
- b.* — Trois cellules assimilatrices à chromatophore réduit: chondriome filamenteux et granula nets; sphéroïdes vacuolaires (fixation au formol à 10 p. 100, ou à l'acide picrique en solution saturée, sans coloration ultérieure).
- c.* — Cellule de la base d'un poil: chromatophore et chondriome (cellule traitée par la solution iodo-iodurée).
- d, e, f.* — Cellules de rhizoïdes. — Le chromatophore, plus ou moins réduit, est formé de rubans anastomosés; chondriome filamenteux divisé en chondriocontes (vital).



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche VI. — Draparnaldia

PLANCHE VII

VACUOME DES CHÆTOPHORACEES

(Observations vitales)

- a et b.* -- *Stigeoclonium protensum*. — Vacuoles et sphéroïdes vacuolaires.
- c.* — id. — Sphéroïdes vacuolaires se fusionnant.
- d.* — id. — Sphéroïdes vacuolaires altérés.
- e.* — id. — Vacuome dans les cellules terminales des rameaux.
- f.* — id. — Vacuome coloré au bleu de crésyle; endochromidies.
- g.* — id. — Sphéroïdes vacuolaires très volumineux.
- h et i.* — id. — Sphéroïdes vacuolaires remplacés par des amas de petits globules suspendus dans un appareil filamenteux.
- j.* — id. — Disparition des sphéroïdes vacuolaires dans les cellules qui se divisent transversalement ou longitudinalement.
- k.* — id. — Amas de sphéroïdes vacuolaires fixés aux parois des vacuoles. Chromatophore et chondriome figurés dans les deux cellules de gauche (bleu de crésyle).
- l.* — *Draparnaldia glomerata*. — Rameaux assimilateurs avec sphéroïdes vacuolaires.
- m.* — id. — Comportement du vacuome lors de la formation d'un rameau latéral.
- n.* — id. — Sphéroïdes vacuolaires altérés.
- o.* — id. — Coloration vitale au bleu de crésyle. — Endochromidies.
- p.* — *Stigeoclonium sp.* — Vacuome dans un poil (bleu de crésyle).
- q.* — id. — Vacuome dans un rhizoïde (idem).
- r.* — id. — Petites vacuoles formées par bourgeonnement dans la région équatoriale d'une cellule d'un poil (idem).
- s.* — id. — Vacuome dans les cellules végétatives et dans les jeunes rameaux (idem).
- t.* — id. — Sphéroïde vacuolaire (idem).
- u.* — id. — Figure d'instabilité dans le vacuome d'une cellule d'un poil.
- v.* — id. — Bourgeonnement des vacuoles dans la région périnucléaire d'une cellule.



M. CHADEFAUD, DEL.

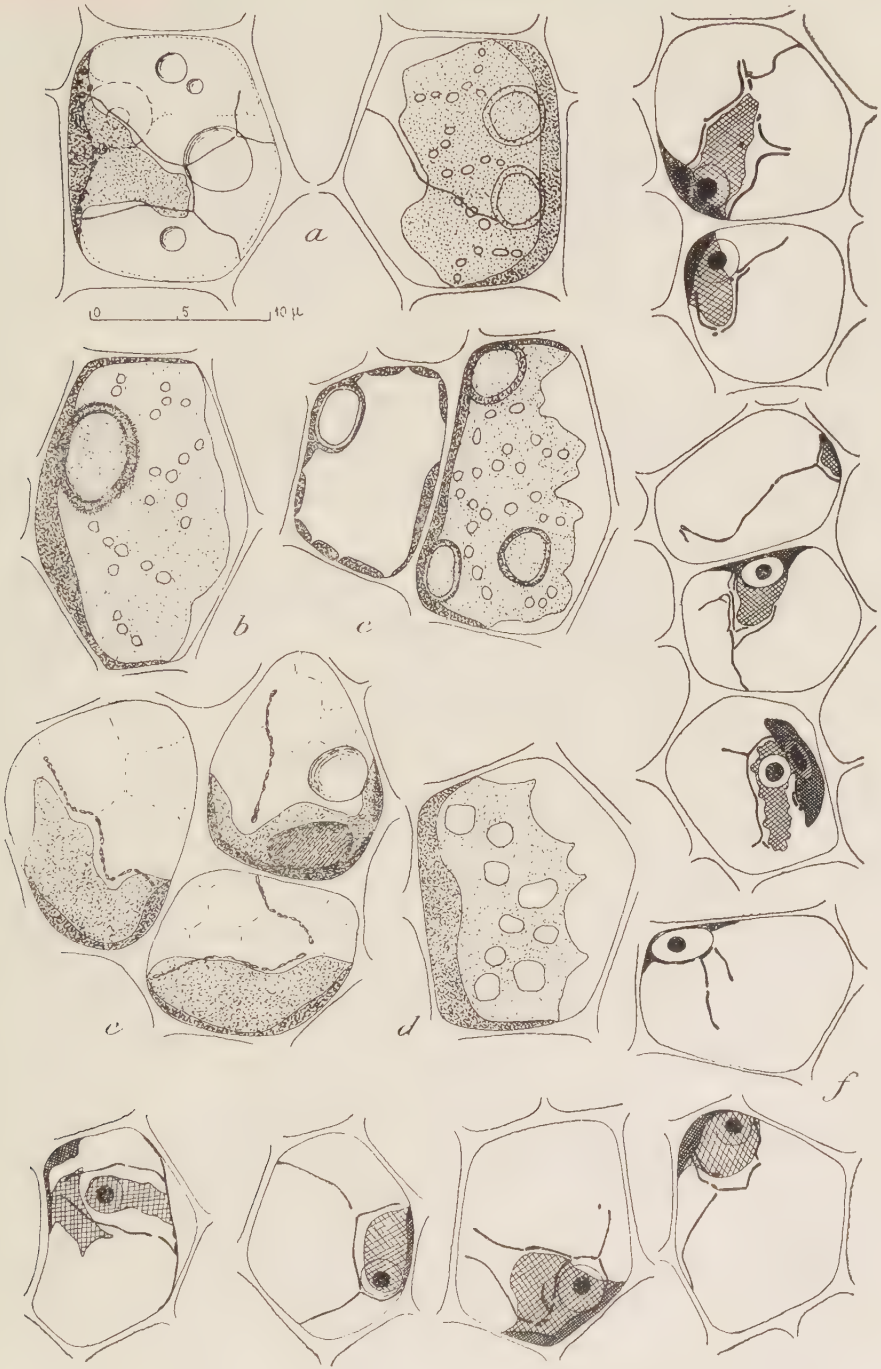
Planche VIII. — Vacuome des Chaetophoracées

PLANCHE VIII

ENTEROMORPHA INTESTINALIS LINK

(*Chondriome et Plustidome*)

- a. — Figure demi-schématique montrant à gauche la face interne et une coupe optique de la cellule (portion interne du chromatophore, chondriome filamenteux ramifié, globules lipidiques, vacuoles avec globules vacuolaires, noyau), et à droite la face externe (portion externe du chromatophore, avec pyrénoides et perforations alignées, chondriome filamenteux).
- b. — Face externe d'une cellule: chromatophore à perforations alignées, et pyrénoides (vital).
- c. — A droite, face externe d'une cellule: chromatophore à perforations alignées, plusieurs pyrénoides. — A gauche, coupe optique de la cellule voisine: perforations du chromatophore, pyrénoides situés contre les faces latérales de la cellule (vital).
- d. — Face externe d'une cellule à chromatophore fenêtré (vital).
- e. — Face externe de trois cellules traitées par la solution iodo-iodurée: chondriome filamenteux conservé et jauni, mais altéré. — L'une des cellules montre un pyrénoides et un sphéroïde vacuolaire, celui-ci intact et incolore.
- f. — Dix cellules, fixées au Zenker-formol et colorées à l'hématoxyline ferrique, vues par leur face interne: portion interne du chromatophore, chondriome presque exclusivement formé de chondriocones alignés ou ordonnés en réseau, noyau.



M. CHADEFAUD, DEL.

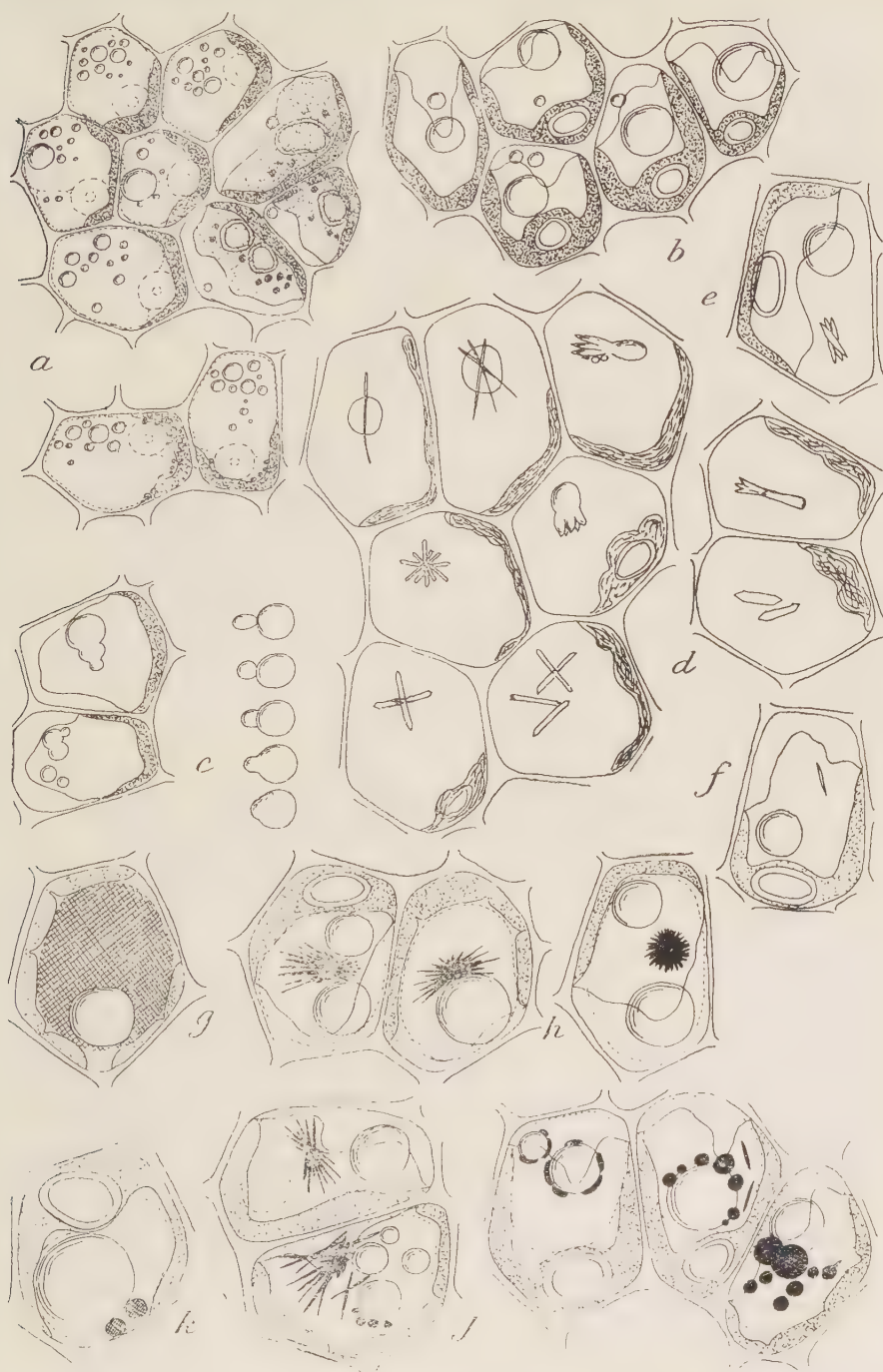
Planche VIII. — *Enteromorpha intestinalis*

PLANCHE IX

ENTEROMORPHA INTESTINALIS (*suite*)

(*Vacuome; observations vitales et post-vitales*)

- a.* — Cellules vues les unes par leur face externe, supérieure dans la préparation, les autres en coupe optique voisine de la face inférieure. La platine du microscope était inclinée; les parties les plus basses correspondent au haut de la figure. — On voit chromatophore, vacuoles avec sphéroïdes vacuolaires, globules lipidiques et noyau.
— Les sphéroïdes vacuolaires, plus denses que le suc des vacuoles, se portent dans les parties les plus basses de celles-ci.
- b.* — Cellules avec gros sphéroïdes vacuolaires, vue en coupe optique.
- c.* — Fusion des petits sphéroïdes vacuolaires en sphéroïdes volumineux.
- d.* — Cellules mortes: le chromatophore prend une structure fibrillaire, les sphéroïdes vacuolaires disparaissent, mais des masses cristallines peuvent les remplacer.
- e* et *f.* — Cellules aux approches de la mort: des corps cristallins apparaissent dans le vacuome alors que celui-ci renferme encore des sphéroïdes vacuolaires intacts.
- g.* — Coloration vitale au bleu de crésyle: suc vacuolaire pourpre, pas d'endochromidies, sphéroïdes vacuolaires incolores.
- h.* — *Idem.* — Endochromidies cristallines dans un suc vacuolaire incolore.
- i.* — Coloration vitale au rouge neutre: endochromidies rouges, globuleuses. — Suc vacuolaire et sphéroïdes vacuolaires incolores.
- j.* — *Idem.* — Endochromidies cristallines.
- k.* — Cellule traitée par l'acide osmique: sphéroïde vacuolaire intact et incolore; globules bruns dans le suc vacuolaire. On retrouve de pareils globules après action du bichromate de K.



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche IX. — Enteromorpha intestinalis

PLANCHE X

ENTEROMORPHA CLATHRATA J. G. AG.

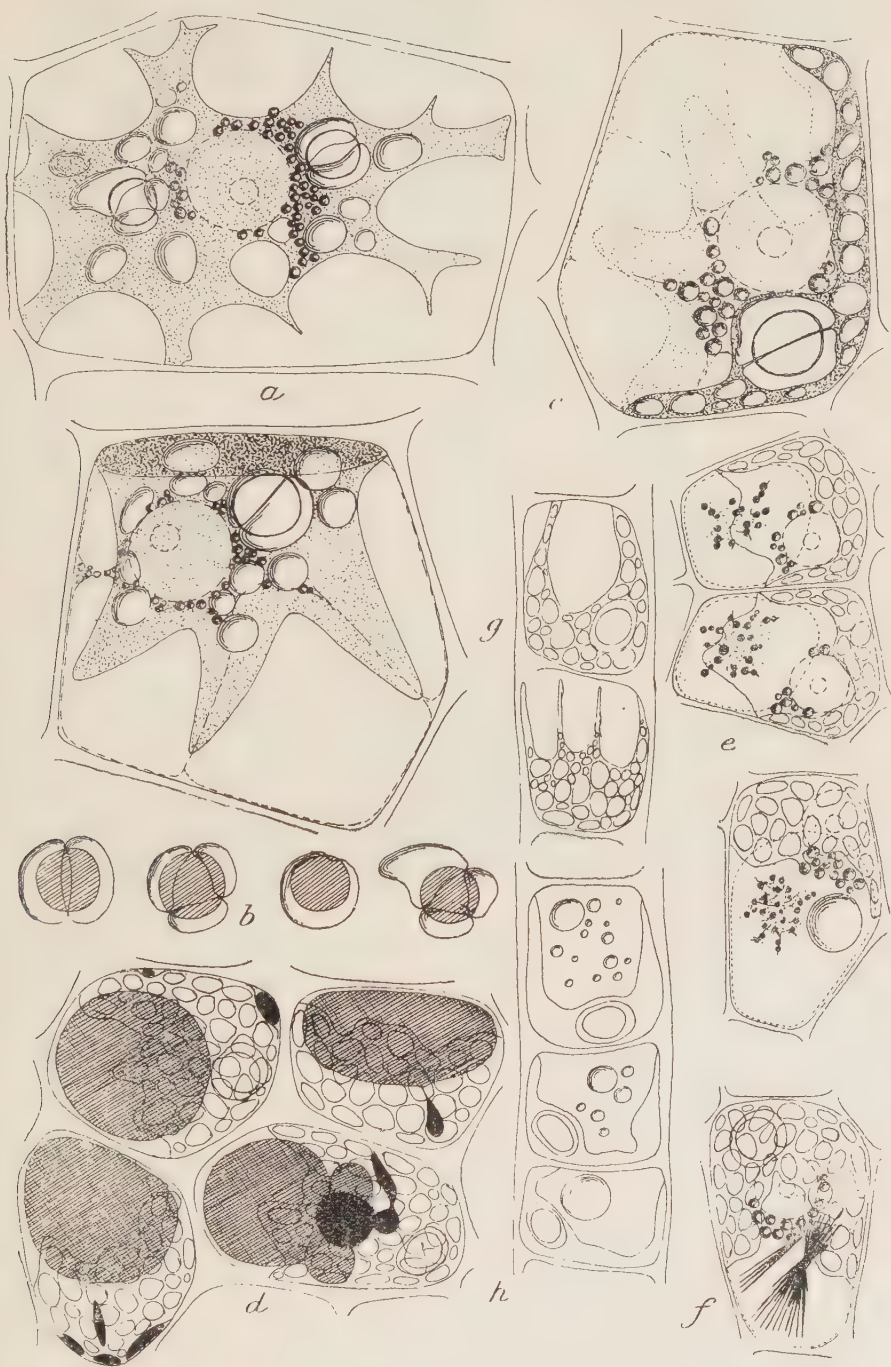
(*Observations vitales*)

- a.* — Deux cellules vivantes, vues par leur face externe. — Chromatophore surtout développé contre la face externe; ses bords sont digités, et il est parfois fenêtré; il contient amidon et pyrénoides. — Noyau sous jacent, entouré de globules lipidiques.
- b.* — Quatre pyrénoides.

ULVA LACTUCA LINNE

(*Observations vitales*)

- c.* — Cellule vivante, face externe et coupe optique sous jacente. — Chromatophore digité, bien développé contre les faces latérales, où il porte le pyrénuide à deux plaques d'amidon. — Noyau entouré de globules lipidiques.
- d.* — Quatre cellules, colorées vitalement au bleu de crésyle: suc vacuolaire pourpre, sans endochromidies. Il se détache des vacuoles des bourgeons de forme variable, intensément colorés.
- e.* — Trois cellules, colorées vitalement au bleu de crésyle: suc vacuolaire et sphéroïdes vacuolaires incolores, endochromidies globuleuses, pourprées, réunies en grappes dans une substance mucilagineuse non colorable.
- f.* — Une cellule colorée vitalement au bleu de crésyle: endochromidies pourprées, cristallisées.
- g.* — Germination dans l'eau de mer pure: amidon très abondant, sphéroïdes vacuolaires très peu développés, ou absents.
- h.* — Germination dans de l'eau de mer additionnée de nitrate de K et de phosphate de Ca: très peu d'amidon, sphéroïdes vacuolaires bien développés.



M. CHADEFAUD, DEL.

PLANCHE X. — *Enteromorpha clathrata*

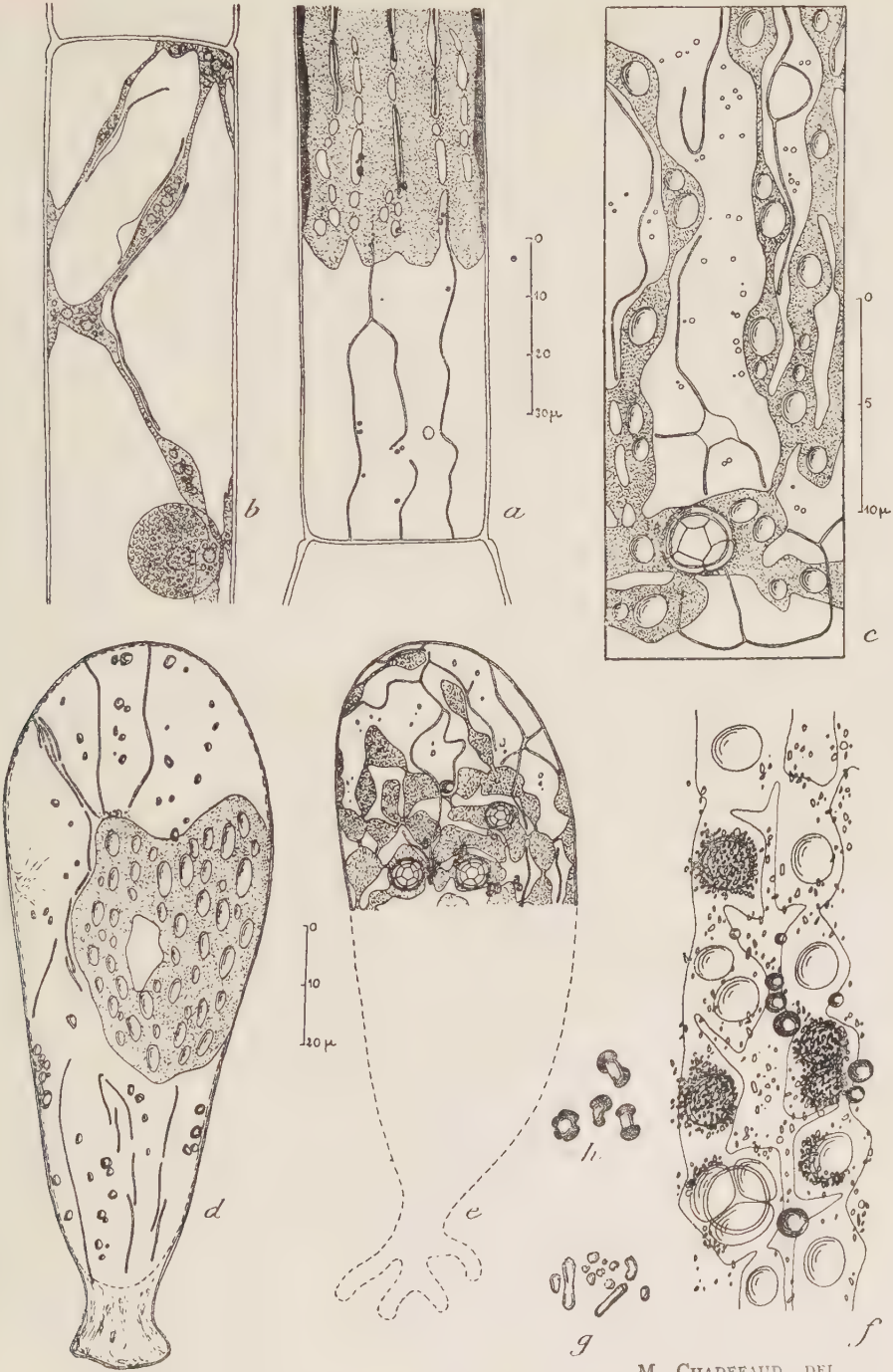
PLANCHE XI

ÆDOGONIUM DONNELLII WOLLE

(Observations vitales)

- a.* — Portion de cellule végétative, vue superficielle. — Chromatophore pariétal typique, avec files de perforations esquisant une division en rubans. — Chondriome filamenteux ramifié (on voit en outre un globule mitochondrial). — Petits granules lipidiques.
- b.* — Autre cellule, idem. — Chromatophore réduit à un système de rubans anastomosés. — Chondriome morcelé en chondriocontes souvent renflés. — Noyau.
- c.* — Portion de la surface d'une autre cellule. — Chromatophore formé de rubans anastomosés, tendant à se décomposer en éléments discoïdes. — Chondriome filamenteux, avec épaissements aux points de ramification, et granula.
- d* et *e.* — Deux germinations (celle de gauche en voie d'altération): chromatophore, chondriome, cristaux de sable vacuolaire.
- f.* — Portion de la surface d'une cellule: deux rubans du chromatophore, subdivisés en éléments discoïdes, avec amidon et pyrénoides, et globules lipidiques. Le sable vacuolaire cristallin s'accumule au niveau des grains d'amidon du plastidome.
- g.* — Sable vacuolaire cristallin.
- h.* — Endochromidies pourprées, fixées au sable vacuolaire, au cours des colorations vitales au bleu de crésyle.

(Cette espèce, récoltée à la Roche-sur-Yon, en Vendée, avait les caractères de l'espèce américaine *Æd. Donnellii*, plutôt que ceux de l'espèce européenne voisine *Æd. Stellatum*).



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche XI. — *Oedogonium Donnellii*

PLANCHE XII

CEDOGONIUM NODULOSUM WITTR.

- a, b, c et d.* — Aspects du chromatophore et du chondriome, ce dernier formé de filaments ramifiés et anastomosés qui peuvent se décomposer en chondriocontes typiques, le premier contenant amidon et pyrénoïdes. — Globules lipidiques. — Noyau figuré en *d*, où on voit également une vésicule d'instabilité (vital).
- e.* — Chromatophore et chondriome après fixation au Regaud-Tupa et coloration à l'hématoxyline ferrique.
- f.* — Portion de la surface d'une cellule montrant les rubans du chromatophore, avec amidon, le chondriome filamenteux, les granula très abondants, et des cristaux de sable vacuolaire (vital).
- g.* — Zoospore au moment de sa libération : chromatophore formé de rubans amyliifères, chondriome filamenteux, globules lipidiques (vital).



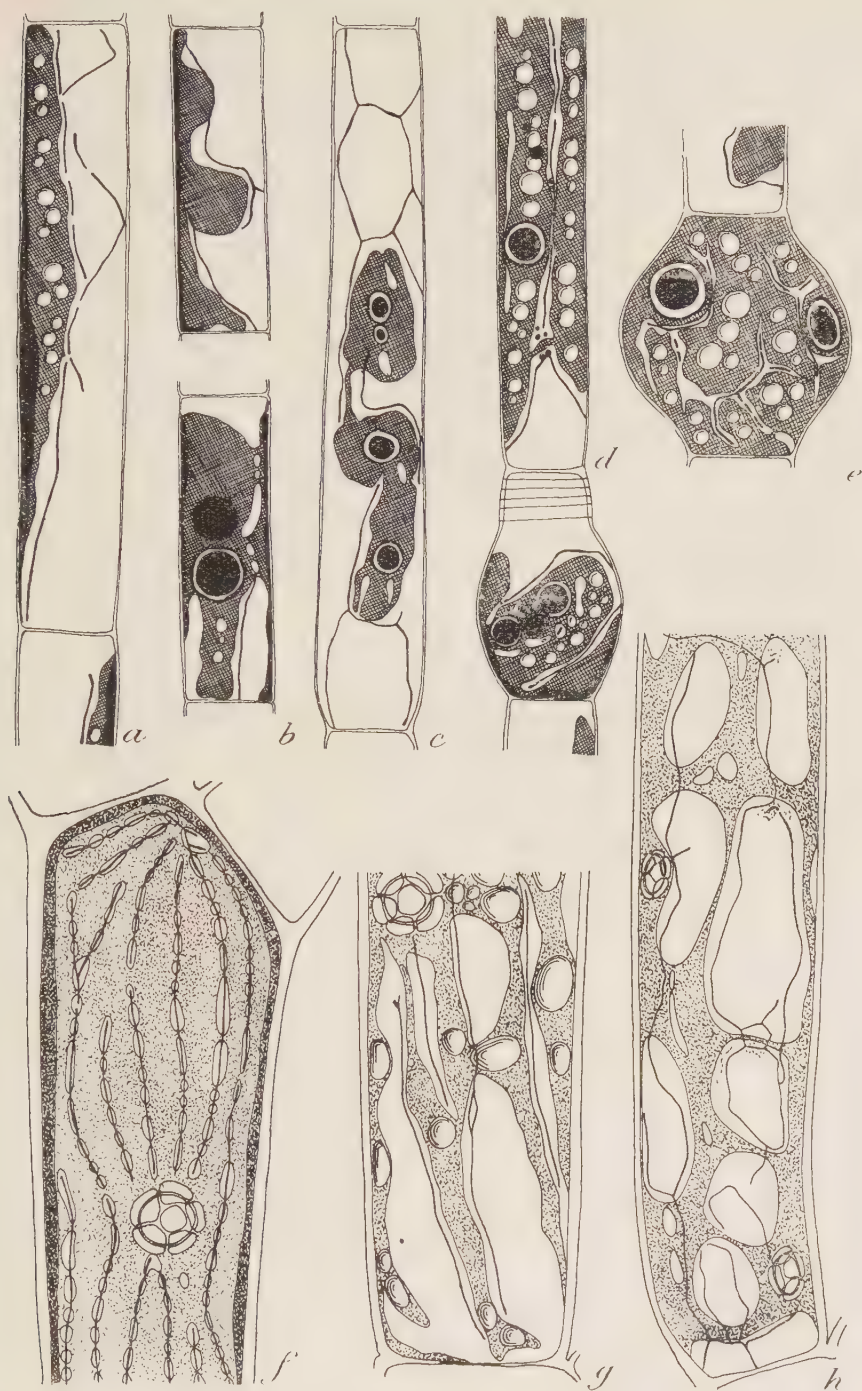
M. CHADEFAUD, DEL.

PLANCHE XIII

PLASTIDOME ET CHONDRIOME DES CEDOGONIACEES

a à *c*. — Plastidome et chondriome d'*Oedogonium rufescens* Wittr., après fixation au Zenker-formol et coloration à l'hématoxyline ferrique (cellules végétatives et oogones; noyau figuré en *b* et en *d*).

f à *h*. — Plastidome et chondriome d'un *Bulbochæte*, observés vitalement.



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche XIII. — Plastidome et chondriome des *Cedogoniacées*

PLANCHE XIV

PLASTIDOME ET CHONDRIOME D'UN *BULBOCHÆTE*

Plastidome et chondriome observés vitalement, ou après fixation (fig. *d* et *e*), dans la cellule basale d'un thalle (*a*), des cellules végétatives ordinaires (*b* et *c*), des poils bulbeux (*c*, *d* et *e*), des portions d'oogones (*f* et *g*).

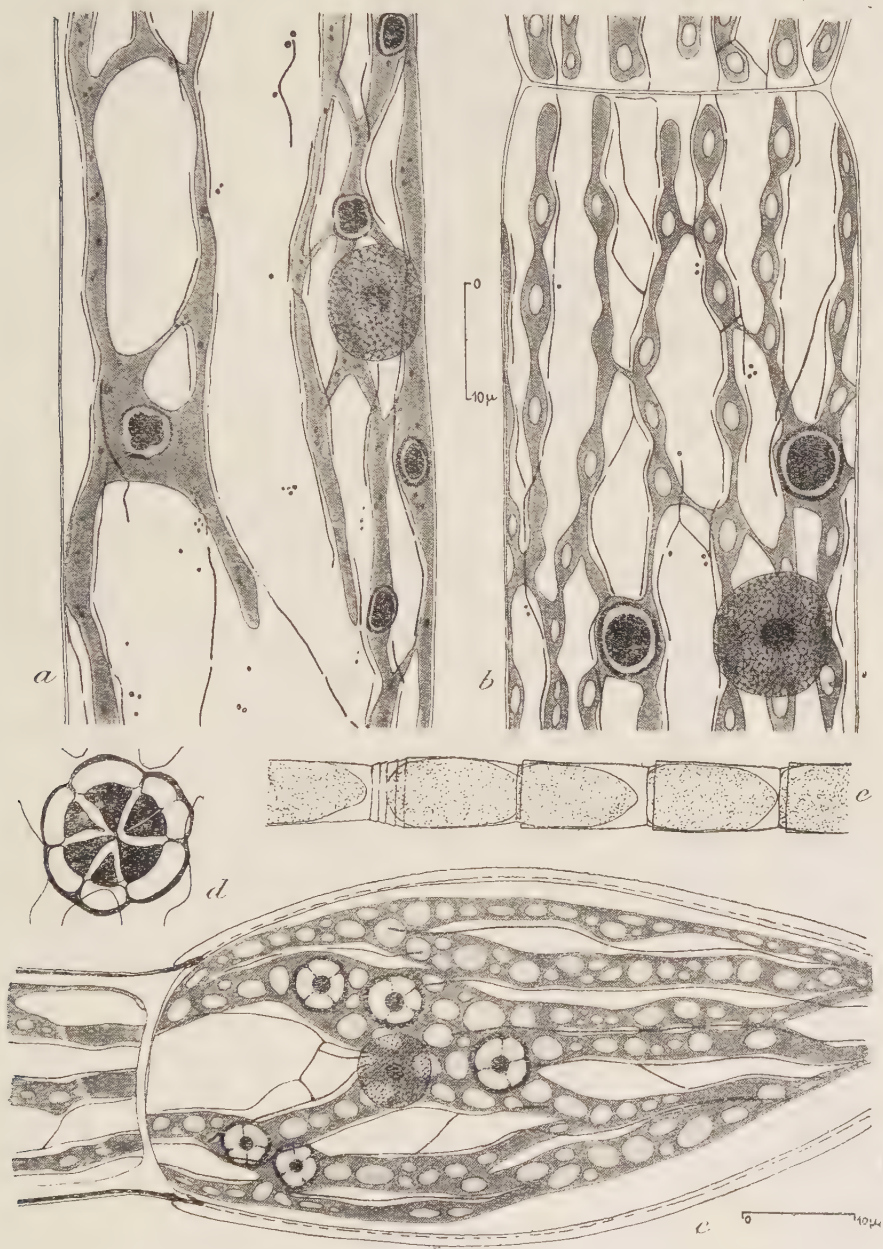


M. CHADÉFAUD, DEL.

PLANCHE XV

PLASTIDOME ET CHONDRIOME DES CEDOGONIACEES (*suite*)

- a, b et c.* — Plastidome, chondriome et noyau, après fixation au Zenker-formol et coloration à l'hématoxyline ferrique, chez *Edogonium nodulosum* (*a et b*) et dans la cellule basale du thalle d'un *Bulbochate* (*c*).
- d.* — Un gros pyrénôïde, après fixation au Zenker-formol et coloration à la fuchsine d'Altmann, chez *Edogonium nodulosum*.



M. CHADÉFAUD, DEL.

Planche XV. — Plastidome et chondriome des *Oedogoniacées*

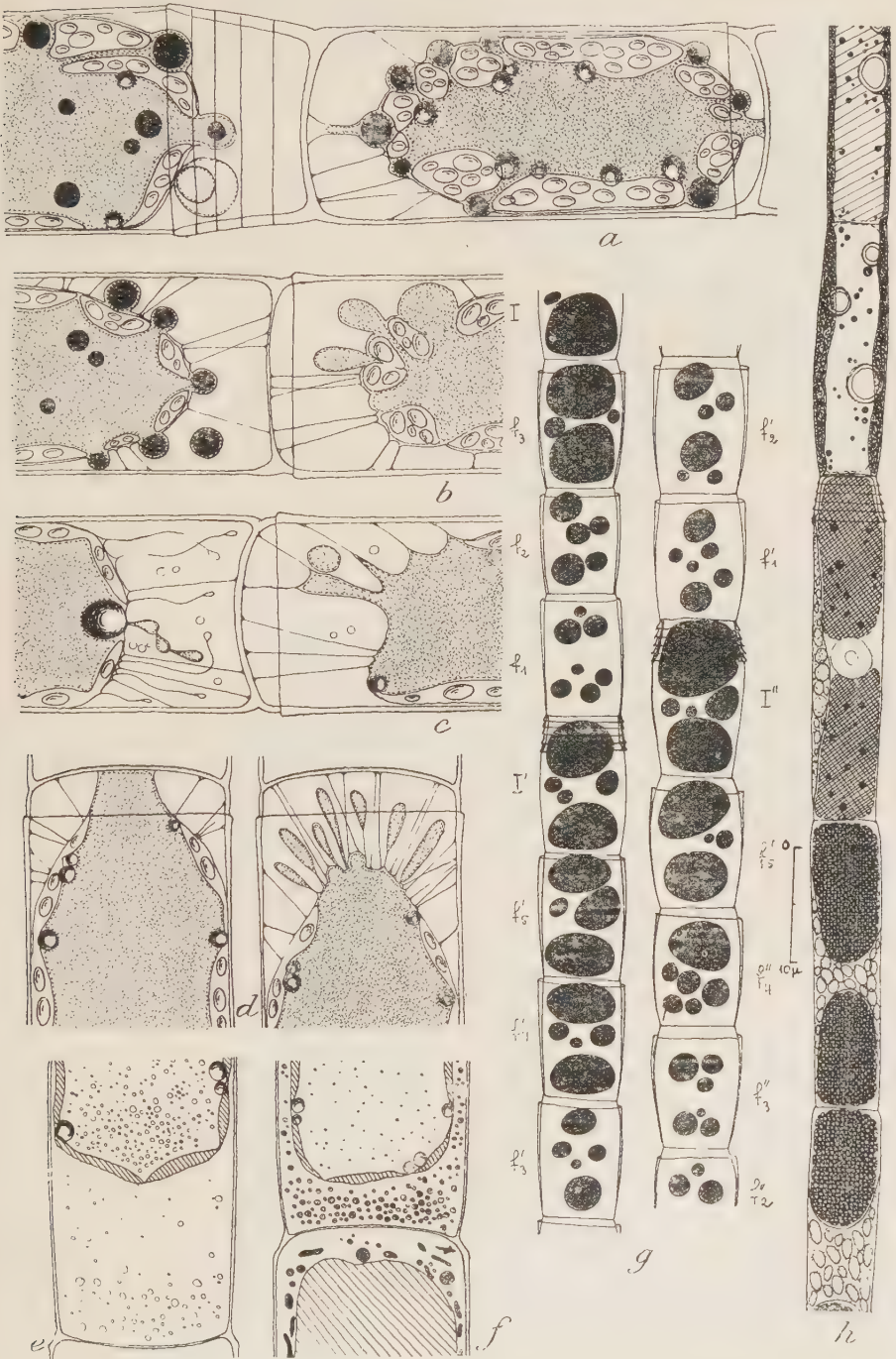
PLANCHE XVI

VACUOME DES ŒDOGONIACEES

(Observations vitales)

- a, b et c.* — *Œdogonium* sp. n° 2. — Plasmolyse et coloration vitale dans une solution de sucre additionnée de bleu de crésyle. Endochromidies, bourgeonnement du vacuome, tractus reliant le protoplasme contracté à la membrane, figures d'instabilité produite par la surface externe du protoplasme.
- d.* — *Idem*, deux aspects successifs (de gauche à droite) d'une même cellule.
- e.* — *Idem*, cellule plasmolysée, puis tuée par une solution de formol. — Les colloïdes vacuolaires sont en partie sortis du corps cellulaire avant de flocler.
- f.* — *Idem*, les colloïdes vacuolaires floclés ont été ensuite colorés au rouge¹ de ruthenium.
- g.* — *Œdogonium* sp. n° 3. — Vacuoles, après coloration vitale au bleu de crésyle.
- h.* — *Œdogonium* sp. n° 4. — Coloration vitale au bleu de crésyle.

(Les espèces représentées sur cette planche ont été récoltées à la Roche-sur-Yon, en Vendée).



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche XVI. — Vacuome des Edogoniacées

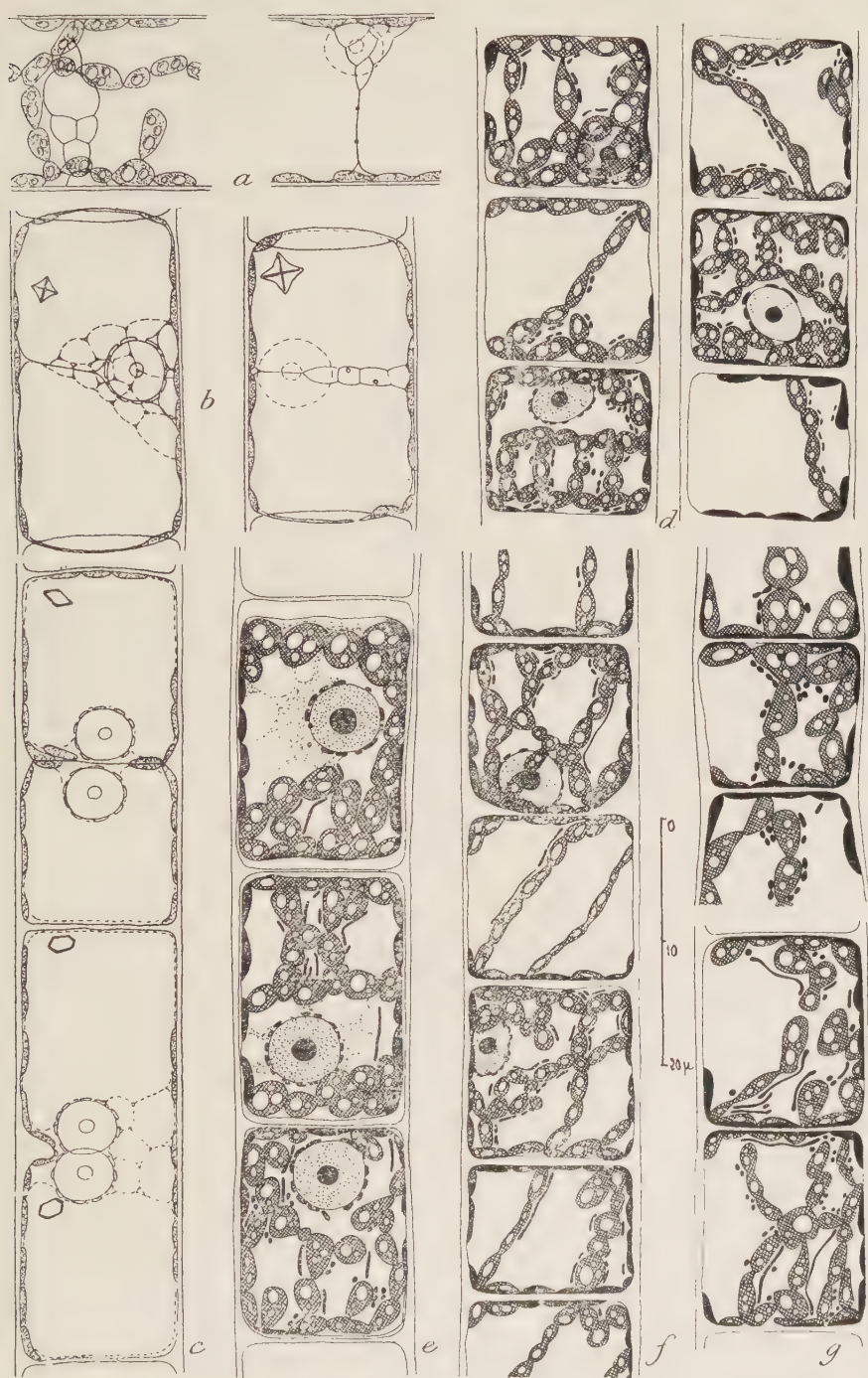
PLANCHE XVII

MICROSPORA

(*Microspora* sp. n° 1)

- a.* — Cellule vivante, région équatoriale. — A gauche, vue superficielle : chromatophore amylicifère et zone spumeuse équatoriale. — A droite, coupe optique : la zone spumeuse est en rapport avec la cloison séparant, au niveau du noyau, les deux grandes vacuoles polaires.
- b.* — Cellules vivantes, coupes optiques. — Grandes vacuoles, cloison intervacuolaire et zone spumuse. Cristaux vacuolaires. Bâtonnets périnucléaires.
- c.* — Deux cellules en division. — Mêmes remarques.
- d.* — Trois cellules fixées au Zenker-formol et colorées à l'hématoxyline ferrique. On voit : noyau et bâtonnets périnucléaires, chromatophore et chondriosomes. A droite, l'une des faces de la préparation, à gauche, l'autre face : on voit que le chromatophore est mieux développé sur la face qui porte le noyau, tandis que sa disposition sur l'autre face indique une structure cellulaire hélicoïdale.
- c, f* et *g.* — Cellules préparées de la même manière. — Chondriosomes granuleux et chondriocentes. Bâtonnets périnucléaires. Structure hélicoïdale.

(*Cette espèce a été récoltée à la Roche-sur-Yon, en Vendée*);



M. CHADEFAUD, DEL.

PLANCHE XVIII

MICROSPORA

(*Microspora* sp. n° 2)

(*Observations vitales*)

- a.* — Cellules allongées, vue superficielle. — Chromatophore amyliifère, noyau dans le pont cytoplasmique séparant les deux grandes vacuoles, sphéroïdes vacuolaires (thalle adulte).
- b.* — Cellule courte. — Vacuoles arrondies renfermant des sphéroïdes vacuolaires; globules lipidiques (thalle jeune).
- c.* — Cellules courtes, sans sphéroïdes vacuolaires. — Coloration vitale au bleu de crésyle: endochromidies pourpres (thalle jeune).
- d.* — Cellules allongées, coupe optique longitudinale. — Sphéroïdes vacuolaires, baguettes cristallines intravacuolaires, globules lipidiques. — La cellule du haut vient de se diviser (thalle adulte).
- e* et *f.* — Cellules courtes à très gros sphéroïdes vacuolaires, pouvant remplir complètement les vacuoles (thalle adulte).
- g.* — Sphéroïdes vacuolaires avec calculs cristallins réfringents à leur surface.
- h.* — Cellules courtes dont le contenu se transforme en zoospores à deux stigmas. — On voit des grains périnucléaires, peu nets.
- i.* — Cellules allongées, idem. — L'un des stigmas, plus gros que l'autre, se forme sur un tractus très délié et très pâle du chromatophore. — Sphéroïdes vacuolaires bien développés.
- j.* — Stigmas formés sur des tractus du chromatophore (détail).
- k.* — Trois cellules mères de zoospores. — Chromatophore, sphéroïdes vacuolaires, cristaux endovacuolaires, structure des stigmas.
- l.* — Trois zoospores, en coupe optique. — Noyau, vésicules pulsatiles, vacuoles avec globules vacuolaires, globules lipidiques, stigmas.

(Comme la précédente, cette espèce a été récoltée à la Roche-sur-Yon, en Vendée).

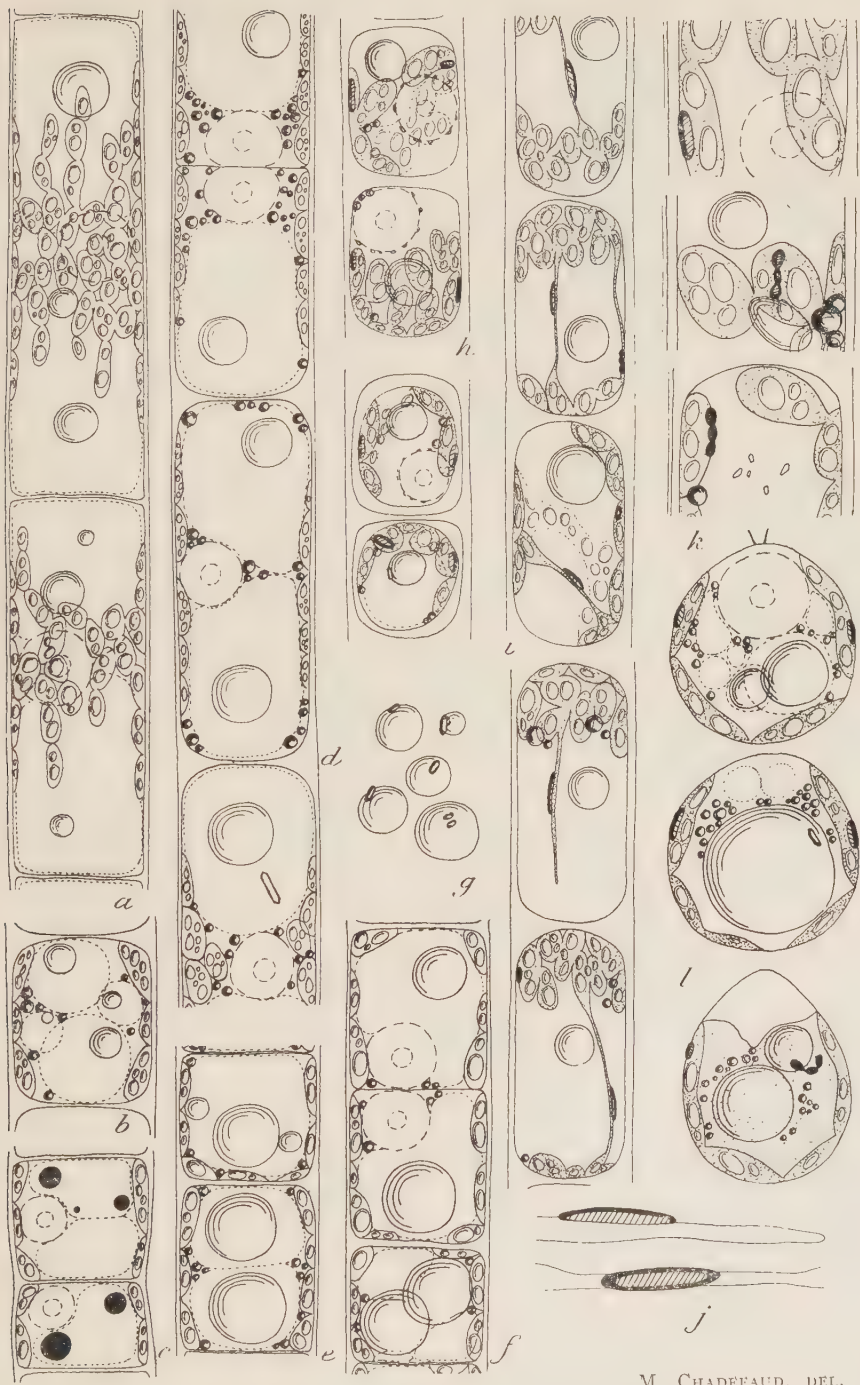


Planche XVIII. - Microspora

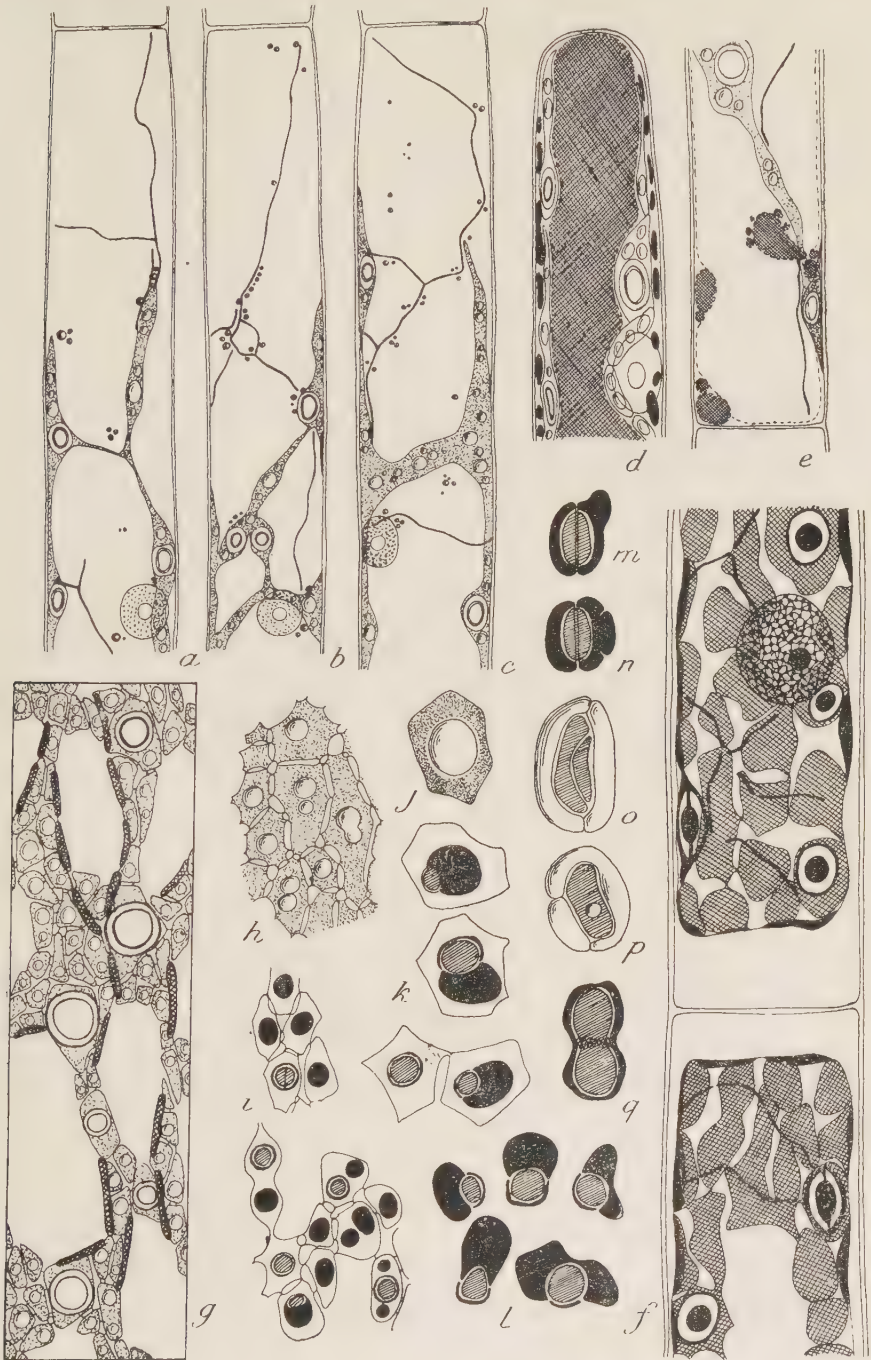
PLANCHE XIX

CLADOPHORACEES

Spongomorpha lanosa Kütz., *Rhizoclonium hieroglyphicum* Kütz.
et *Cladophora* sp.

- a, b et c. — *Spongomorpha lanosa*: chromatophore formé de rubans anastomosés, avec amidon et pyrénoides; chondriome filamenteux; globules lipidiques; noyau (vital).
- d. — *Idem*. — Cellule terminale, coloration vitale au bleu de crésyle, coupe longitudinale optique. — Coexistence d'une grande vacuole interne et de nombreuses petites vacuoles externes, ces dernières beaucoup plus colorables.
- e. — *Idem*. — Cellule ordinaire, idem, vue superficielle. — Les vacuoles externes seules sont bien colorées. — Chromatophore et chondriome. — Indication de structure hélicoïdale.
- f. — Cellules de *Rhizoclonium hieroglyphicum* fixées au Zenker-formol et colorées à l'hématoxyline ferrique. — Noyau, chromatophore, pyrénoides à 2 plaques amy-lacées, chondriosomes filamenteux.
- g. — Portion de la surface d'une cellule de *Cladophora* sp., pour montrer la structure du chromatophore (vital).
- h. — Portion du chromatophore: éléments discoïdes et grains d'amidon (vital).
- i. — *Idem*: éléments discoïdes, grains d'amidon et petits pyrénoides (solution iodo-iodurée).
- j. — Élément discoïde du chromatophore, avec son grain d'amidon entouré d'un liséré leucoplastique (vital).
- k. — Éléments discoïdes avec grains d'amidon sur le flanc desquels se forment les pyrénoides (solution iodo-iodurée).
- m et n. — Petits pyrénoides adultes: évolution de leur amidon (solution iodo-iodurée).
- o et p. — Pyrénoides plus gros: structure observée après fixation à l'acide osmique.
- q. — Division d'un pyrénuide.

(Le *Cladophore* indéterminé figuré sur cette planche provient des bassins du Jardin des Plantes, au Muséum, à Paris).



M. CHADEFAUD, DEL.

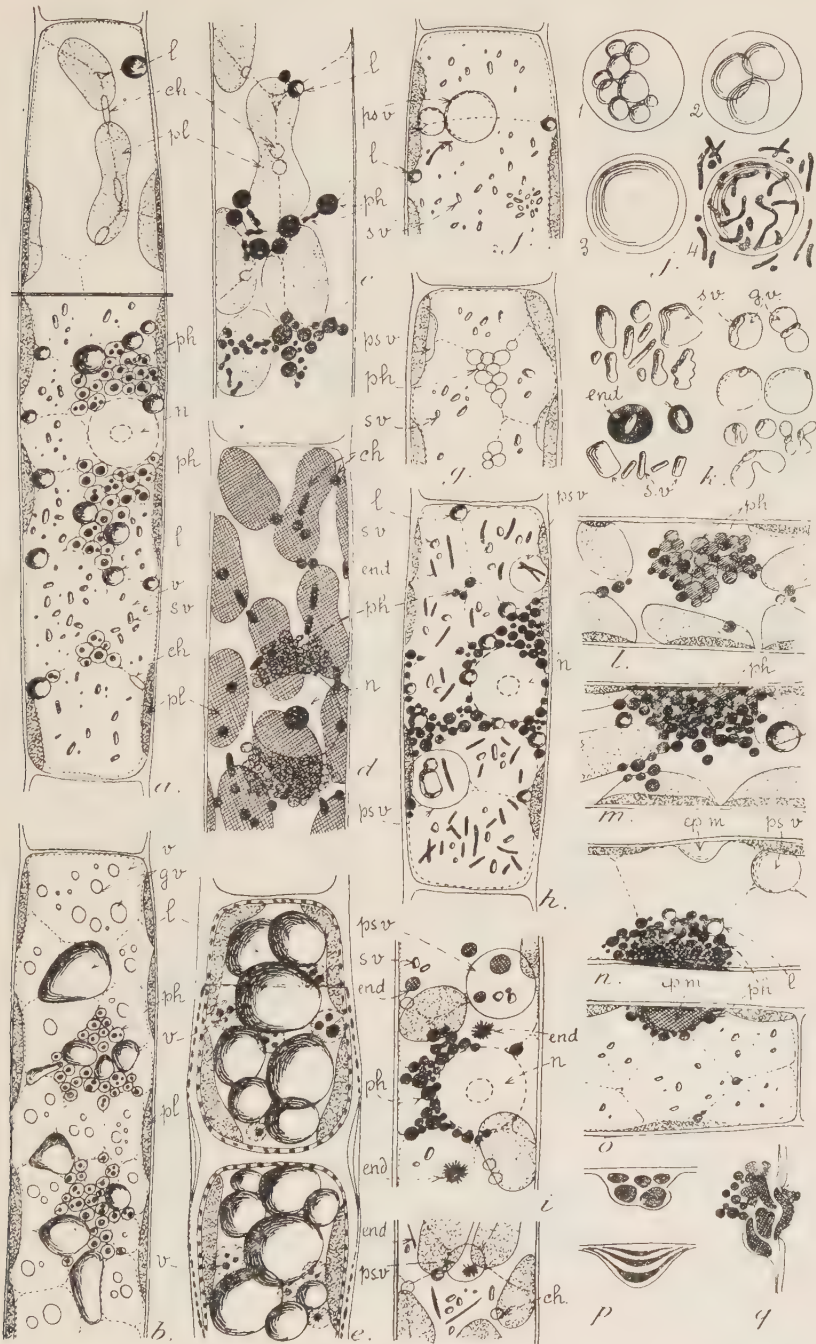
Planche XIX. — Cladophoracées

PLANCHE XX

TRIBONEMA BOMBYCINUM (AQ.) DERB. et SOL.

(*n*: noyaux; *pl*: chloroplastes; *ch*: chondriosomes; *v*: vacuoles; *s. v.*: sable vacuolaire; *g. v.*: sphérules vacuolaires; *end*: endochromidies; *ps. v.*: corps pseudo-vacuolaires, pouvant contenir des inclusions et des endochromidies; *l*: globules lipidiques; *ph*: physodes, pouvant contenir, après coloration vitale, des précipités arrondis colorés; *ch. m.*: épaississements de la face interne de la membrane. Après coloration vitale au bleu de crésyle, ce qui s'est coloré en *bleu* est figuré en noir; ce qui s'est coloré en *violet* est en hachures, simples ou croisées.)

- a.* — Cellule normale, colorée vitalement au bleu de crésyle. — *En haut*: cytoplasme pariétal; *en bas*: coupe optique axiale.
- b.* — *Idem*, coupe optique axiale. — Gros globules lipidiques irréguliers.
- c.* — *Idem*, cytoplasme pariétal. — Physodes en haltère.
- d.* — Cellule normale, fixée au Zenker-formol et colorée à la fuchsine d'Altmann. — Chondriome.
- e.* — Akinètes, colorés au bleu de crésyle. — Pas de physodes visibles.
- f.* — Cellule avec corps pseudo-vacuolaires mobiles, sans coloration.
- g.* — Cellule avec corps pseudo-vacuolaires sous leur premier état, aplatis contre la face interne des chloroplastes.
- h.* — Cellule avec corps pseudo-vacuolaires, colorée vitalement au rouge neutre. — Endochromidies en bâtonnets dans les vacuoles et dans les corps pseudo-vacuolaires.
- i.* — Cellules avec corps pseudo-vacuolaires, colorées vitalement au bleu de crésyle. — Endochromidies violettes, se transformant en oursins de cristaux aciculés pourprés.
- j.* — Quatre aspects de corps pseudo-vacuolaires à inclusions arrondies: 1) grappe de petites inclusions; 2) fusionnement de ces inclusions; 3) toutes les inclusions sont réunies en une sphère réfringente; 4) comme dans le cas précédent, mais avec coloration vitale au rouge neutre: endochromidies flexueuses dans le corps pseudo-vacuolaire, et alentour, dans les vacuoles.
- k.* — Sable vacuolaire, dépôt d'endochromidies pourprés autour de chaque grain de ce sable, après coloration vitale au bleu de crésyle; grains de sable accolés à des sphérules vacuolaires.
- l* à *o.* — Excrétion des physodes, dont la charge s'enkyste dans un épaississement de la membrane.
- p* et *q.* — Masses métachromatiques provenant des physodes, enkystées dans des épaississement de la membrane, puis sortant par un pore de celle-ci.



M. CHADEFAUD, DEL.

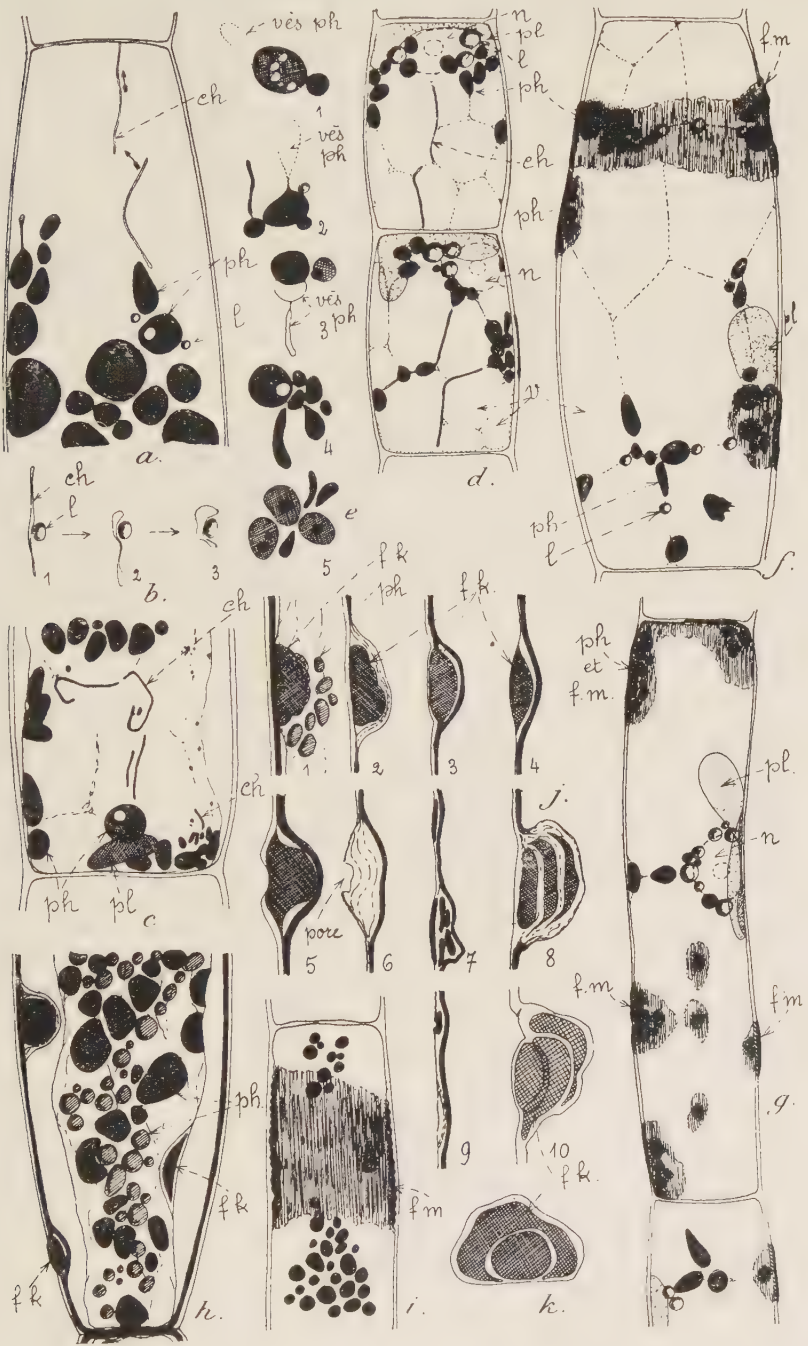
Planche XX. — Tribonema

PLANCHE XXI

CYLINDROCARPUS BERKELEYI NAEGL.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *l.*: globules lipidiques; *v.*: vacuoles; *ph.*: physodes, qui peuvent se présenter sous deux états; *vés. ph.*: vésicules formées par l'altération du stroma mitochondrial des physodes; *f. k.*: charge des physodes, enkystée dans la membrane; *f. m.*: charge des physodes formant une lame ou un manchon sur ou dans la membrane des cellules.)

- a.* — Cellule hyaline renflée, col. vitale au bleu de crésyle. — Physodes et chondriosomes
- b.* — Aspects successifs d'un chondriosome.
- c.* — Cellule hyaline, fixée à l'eau de mer formolée et colorée à l'hématoxyline ferrique. — Physodes, plaste, chondriosomes.
- d.* — Cellules d'un rameau assimilateur, col. vitale au bleu de crésyle.
- e.* — Physodes, après coloration vitale au bleu de crésyle. — Tous sont bleus; dans ceux qui sont figurés en hachures croisées, il y a eu précipitation de globules colorés bleus.
- f.* — Cellule hyaline renflée, col. vitale au bleu de crésyle. — Excrétion de la charge des physodes.
- g.* — Cellule hyaline cylindrique, *idem.* — *Idem.*
- h.* — Cellule hyaline renflée, fixée à l'eau de mer formolée et colorée à l'hématoxyline ferrique. — Deux sortes de physodes, dont l'une bien plus colorable que l'autre; excrétion de la charge des physodes les plus colorables.
- i.* — Cellule hyaline cylindrique, *idem.* — Autre mode d'excrétion.
- j.* — Charge des physodes enkystée dans la membrane: dix aspects, en coupe optique, après fixation à l'eau de mer formolée et coloration à l'hématoxyline ferrique.
- k.* — *Idem.* de face.



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche XXI. — *Cyliodocarpus*

PLANCHE XXII

ECTOCARPUS TOMENTOSUS LYNGB.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *v.*: vacuoles; *end.*: endochromidies dans les vacuoles; *l.*: globules lipidiques; *ph.*: physodes; *incl.*: inclusions des physodes; *f. m.*: charge des physodes en voie d'excrétion, formant un manchon sur ou dans la membrane des cellules; *f. e.*: charge des physodes, excrétée.)

- a.* — Cellules végétatives, col. vitale au rouge neutre.
- b.* — Sporangie pluriloculaire, jeune spore en formation, *idem* (*st.*: stigma).
- c.* — Aspects successifs de quelques physodes à inclusion, rejetant celle-ci, *idem*.

MYRIONEMA VULGARE THURET

(*Mêmes abréviations.*)

- d.* — Bord d'un jeune thalle, col. vitale au bleu de crésyle. — Excrétion (pathologique) de la charge des physodes.
- e.* — Poil, coloration vitale au bleu de crésyle (base à droite, région distale à gauche). — Evolution des physodes.
- f.* — Poil, *idem*. — Une cellule de la région distale, plus grossie.
- g.* — Poil, col. vitale au rouge neutre. — Endochromidies en bâtonnets rouges, légèrement orangés.
- h.* — Poils, col. vitale au bleu de crésyle. — Excrétion de la charge de fucosane des physodes.



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche XXII. — Ectocarpus tomentosus

PLANCHE XXIII

SPOROCHINUS PEDONCULATUS AG.

Obs. vitales après colorations au bleu de crésyle.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *v.*: vacuoles; *l.*: globules lipidiques; *ph.*: physodes, les uns, chargés de fucosane, colorés en bleu (figurés en noir), les autres en violet pourpre (figures en hachures); *ir.*: globules « iridescents ».)

- a.* — Poil. — Globules « iridescents », physodes à fucosane (bleus) et physodes métachromatiques (pourpres).
- b.* — *Idem.* — Gros physodes métachromatiques (violets) autour du noyau.
- c.* — Cellule de la base d'un poil.
- d.* — Portion du cytoplasme pariétal d'une cellule d'un poil.
- e.* — Cellule superficielle du thalle axial.
- f.* — Poil capité d'un sore. — Globules « iridescents » altérés.
- g.*, *h.* et *i.* — Trois sporanges uniloculaires, à trois stades successifs de leur évolution (*st.*: stigmas des zoospores).
- j.* — Autre type de spore, à plusieurs phéoplastes, sans fouets ni stigma .

ARTHROCLADIA VILLOSA DUBY

(Mêmes abréviations.)

- k.* — Cellule d'un poil, après action de la vanilline chlorhydrique. — Physodes rouges, globules « iridescents » verts.
- l.* — Portion du cytoplasme pariétal d'une cellule d'un poil, après fixation à l'eau de mer formolée et coloration au bleu de crésyle.
- m.* — Physodes à fucosane et à inclusions dans un poil; col. vitale au bleu de crésyle.
- n.* — *Idem.*, dans une cellule superficielle du thalle; *idem.*

Planche XXIII. — Sporochneus et Arthrocladia

PLANCHE XXIV

COLPOMENIA SINUOSA (ROTH.) DERB. et SOL.

Colorations vitales au bleu de crésyle.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *l.*: globules lipidiques; *ph.*: physodes, ici tous à fucosane et colorés en bleu; *end.*: endrochromidies en oursin, pourprées.)

- a.* — Cellule superficielle du thalle, face externe.
- b.* — Poil.
- c.* — Cellule du tissu profond, à phéoplastes étirés.

TILOPTERIS MERTENSII KÜTZ.

(*Mêmes abréviations.*)

- d.* — Portion du cytoplasme pariétal d'une cellule de l'axe du thalle, fixée à l'eau de mer formolée et colorée à l'hémalum.

PYLAIELLA LITTORALIS KJELLM.

(*Mêmes abréviations*; en plus: *v.*: vacuoles; *ph. m.*: physodes mats, peu ou pas colorables vitalement, et d'allure mitochondriale; *py.*: pyrénoides; *st.*: stigma des zoospores.)

- e.* — Filament fixé à l'eau de mer formolée et coloré à l'hématoxyline ferrique.
- f.* — Cellule vivante, sans coloration.
- g.* — Portions du contenu de cellules colorées vitalement au bleu de crésyle, pour montrer les aspects et l'évolution des physodes: physodes à fucosane (figurés en noir) intensément colorés en bleu; physodes mats non colorables, très plastiques, d'aspect mitochondrial; physodes aux stades intermédiaires figurés en hachures continues ou interrompues, selon l'intensité de leur coloration.
- h.* — Portion de sporange pluriloculaire. — Physodes âgés et physodes jeunes.



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche XXIV. — Colpomenia, Tilopteris et Pylaiella

PLANCHE XXV

ASPEROCOCCUS BULLOSUS LAMOUR.

Colorations vitales au bleu de crésyle.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *l.*: globules lipidiques; *ph.*: physodes, tous à fucosane et colorés en bleu, de tailles très variées.)

a, *b* et *c*. — Cellules superficielles du thalle, face externe.

d et *e*. — Clavules (cellules en massue à la surface du thalle).

f. — Poil non engainé, à croissance terminale.



M. CHADEFAUD, DEL.

PLANCHE XXVI

ASPEROCOCCUS BULLOSUS (*suite*)

Colorations vitales au bleu de crésyle.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *v.*: vacuoles; *l.*: globules lipidiques; *ph.*: physodes, la plupart à fucosane et colorés en bleu (figurés en noir), quelques uns métachromatiques (en hachures); *c. en.*: corps énigmatiques, peut être à rapprocher des globules « iridescents ».)

a. — Cellule superficielle du thalle, face externe. — Physodes étirés.

b. — Cellule du tissu central, face qui porte le noyau.

c. — *Idem*, détail, plus grossi. — Phéoplastes étirés, se vésiculisant.

d. — *Idem*, détail. — Quelques physodes métachromatiques (violets, avec précipités globuleux rouges).

e. — Zoospore. — Phéoplaste unique, mais divisé en deux parties par un étranglement (*st.*: stigma).

f. — Poil engainé, à croissance basilaire. — Répartition des physodes, tous à fucosane (*mer.*: zone méristématique).

g. — Poil non engainé, à croissance terminale. — *Idem*.

h. — Poils non engainés, dont le sommet engendre des poils engainés. — *Idem*.



M. CHADEFAUD, DEL.

PLANCHE XXVII

DESMARESTIA VIRIDIS LAMOUR.

Colorations vitales au bleu de crésyle.

(n.: noyaux; pl.: phéoplastes; ch.: chondriosomes; v.: vacuoles ordinaires; v. s.: vacuoles spécialisées réfringentes; ph.: physodes, ceux à fucosane, colorés en bleus, figurés en noir, les métachromatiques hachurés; ph. r.: gros physodes réfringents, rappelant ceux du type Yendo des Laminaires, et colorés en bleu verdâtre peu intense; ph. m.: physodes mats, peu ou pas colorables, d'aspect mitochondrial, souvent impossibles à distinguer des chondriosomes; l.: globules lipidiques.)

- a. — Cellules superficielles du thalle, contenant chacune une vacuole spécialisée.
- b. — *Idem*, sans vacuole spécialisée, mais à gros physodes de type « Yendo ».
- c. — *Idem*, portion du cytoplasme pariétal de la face externe, plus grossie. — Physodes à fucosane et physodes métachromatiques.
- d. — *Idem*, sans coloration.

DESMARESTIA ACULEATA LAMOUR.

Colorations vitales au bleu de crésyle.

(Mêmes abréviations.)

- e. — Grande cellule vésiculeuse du tissu moyen du thalle, cytoplasme pariétal. (*Inst.*: vésicule libre dans le vacuome, et détachée du cytoplasme comme manifestation de l'instabilité de celui-ci.)
- f, g et h. — *Idem*, détails. En f, un physode métachromatique à précipités rouges.

DESMARESTIA LIGULATA LAMOUR.

Observations vitales.

(Mêmes abréviations.)

- i. — Deux cellules superficielles du thalle, celle de gauche colorée au bleu de crésyle (vacuome pourpre, avec endochromidies *end.*, physodes colorés), celle de droite non colorée (physodes à fucosane dans une masse cytoplasmique périnucléaire instable).
- j. — Cellule vésiculeuse du tissu moyen colorée au bleu de crésyle, région périnucléaire. — Physodes à fucosane et physodes mats d'allure mitochondriale.

PLANCHE XXVIII

DESMARESTIA LIGULATA (fin)

(Même légende que pour la pl. 27.)

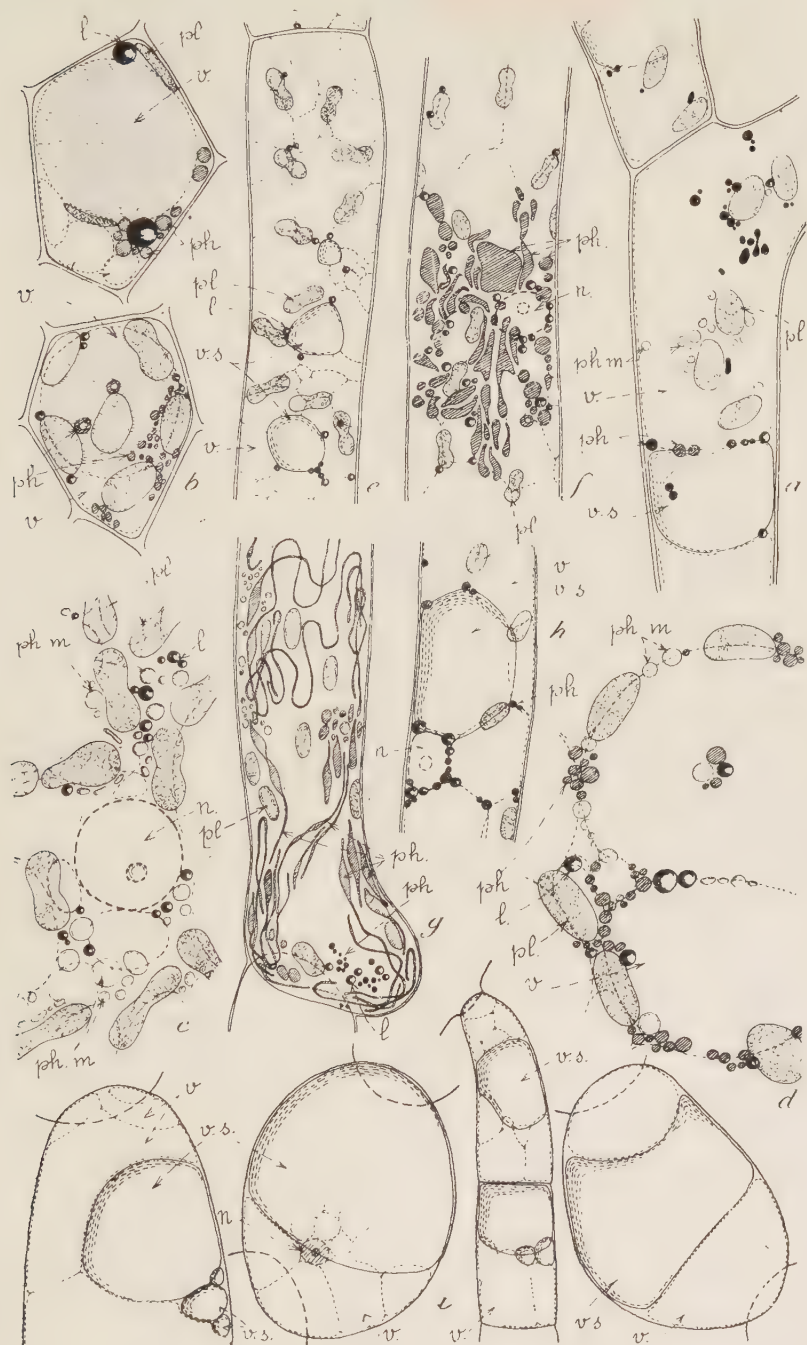
- a. — Hyphe du tissu interne, bleu de crésyle (vital). — Physodes à fucosane (en noir), physodes métachromatiques (hachurés), physodes mats, d'aspect mitochondrial, vacuole spécialisée.

DESMARESTIA DUDRESNAYI LAMOUR.

Observations vitales.

(Mêmes abréviations.)

- b. — Deux cellules superficielles du thalle dont une seule vacuole (la plus grande) est facile à colorer vitalement (bleu de crésyle).
- c. — Cellule vésiculeuse du tissu interne, région périnucléaire (sans coloration).
- d. — *Idem*, portion du cytoplasme pariétal (bleu de crésyle).
- e. — Hyphe du tissu interne, avec petites vacuoles spécialisées (sans coloration).
- f. — *Idem*, sans vacuoles spécialisées; beaux physodes métachromatiques (bleu de crésyle).
- g. — *Idem*, physodes métachromatiques étirés, filamenteux, et quelques physodes à fucosane (bleu de crésyle).
- h. — *Idem*, avec vacuole spécialisée colorée en violet pourpre et physodes à fucosane (bleu de crésyle).
- i. — Trois cellules vésiculenses et une grosse hyphe, avec grosses vacuoles spécialisées (sans coloration, et moins grossies que les précédentes).



M. CHADEFAUD, DEL.

PLANCHE XXIX

LAMINARIA FLEXICAULIS LE JOL.

Colorations vitales au bleu de crésyle.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *v.*: vacuoles; *end.*: endochromidies en oursins d'aiguilles rouges; *l.*: globules lipidiques; *ph.*: physodes, ceux à fucosane en noir, les métachromatiques hachurés; *ph. m.*: physodes mats d'aspect mitochondrial. Sur chaque figure est indiquée la teinte exacte des physodes.)

a. — Cellule épidermique du stipe, bourrée de gros physodes (face externe).

b, c et *d.* — Cellules épidermiques de la fronde (face externe).

e. — Cellule sous-épidermique de la fronde.

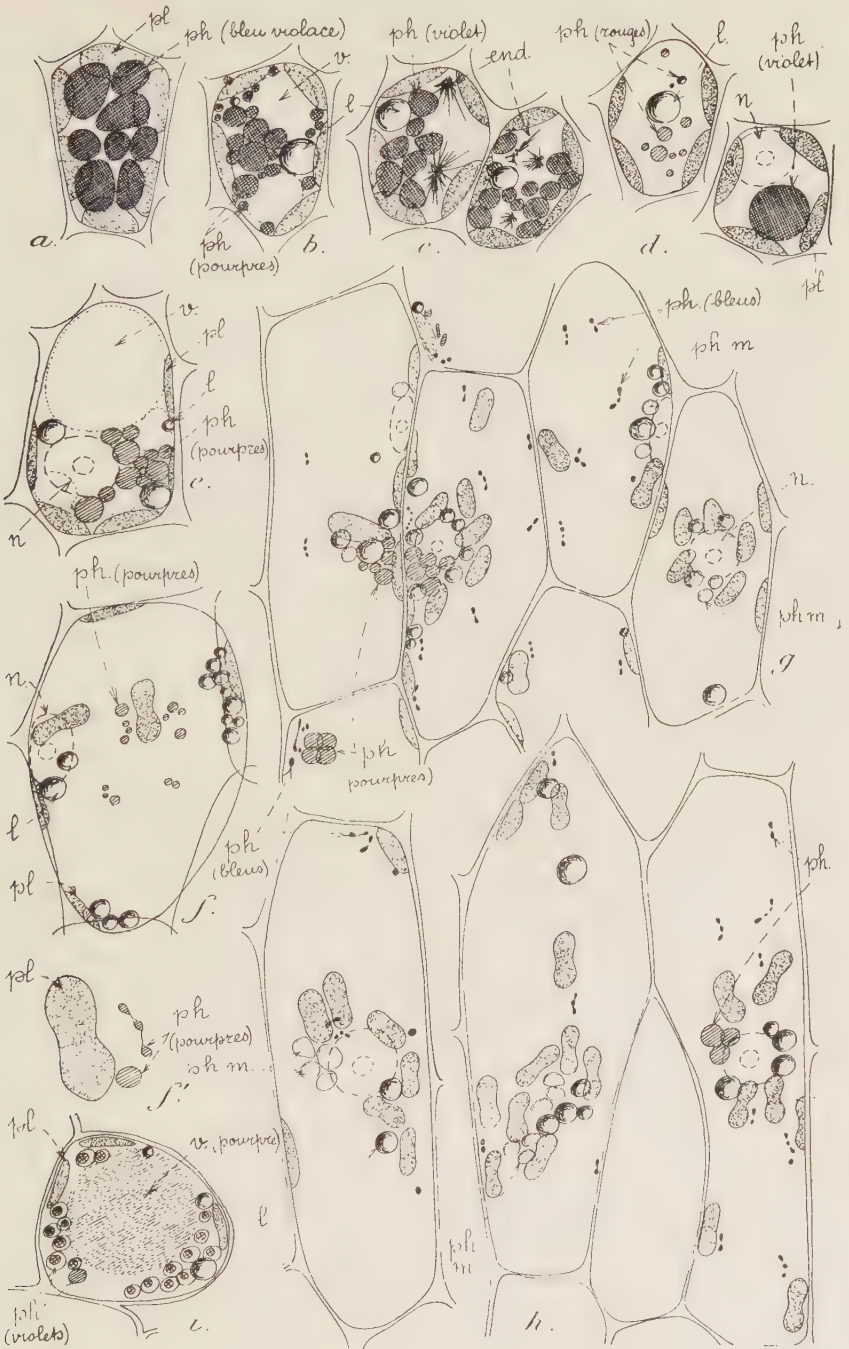
f. — Cellule de la région corticale externe.

f. — *Idem*, détail. — Le physode moniliforme était à peine coloré.

g. — Cellules corticales plus profondes que les précédentes. — Equivalence des physodes métachromatiques et des physodes mats d'aspect mitochondrial.

h. — Cellules de la région corticale interne. — *Idem*.

i. — Cellule sécrétrice de tube mucifère.



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche XXIX. — *Laminaria flexicaulis*

PLANCHE XXX

LAMINARIA FLEXICAULIS (*suite*)

Colorations vitales au bleu de crésyle.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *v.*: vacuoles; *v. s.*: vacuoles spécialisées réfringentes; *ph. f.*: physodes à fucosane (bleus); *ph. p.*: physodes métachromatiques (violets ou pourpres; il y précipite souvent des globules rouges ou pourpres); *ph. m.*: physodes mats, d'aspect mitochondrial (non colorables); *l.*: globules lipidiques.)

a, b, c et *d.* — Hyphes médullaires. Certains globules lipidiques sont très petits. — Physodes à fucosane assez rares, et moniliformes ou granuleux; physodes métachromatiques et physodes mats bien développés.

e. — *Idem.* — Cellule avec grande vacuole spécialisée réfringente.

f. — Grande cellules du tissu médullaire.

g. — Hyphe conductrice (?) du tissu médullaire, à vacuome « aggrégé » et physodes métachromatiques.

h et *i.* — Cellules corticales, région périnucléaire.

j. — Aspects de physodes métachromatiques globuleux, les trois premiers non colorés et pourvus d'inclusions *incl.* qui se déplacent et se modifient au cours de l'observation, le quatrième coloré et bourré de précipités pourpres.



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche XXX. — Laminaria flexicaulis

PLANCHE XXXI

LAMINARIA FLEXICAULIS (*fin*)

Observations vitales.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *v.*: vacuoles; *end.*: endochromides formées sous l'action du bleu de crésyle; d'abord massives et violettes, elles se transforment rapidement en oursins d'aiguilles rouges ou pourprées; *ph. f.*: physodes à fucosane; *ph. f. r.*: physodes à fucosane très réfringents, tendant vers le type « Yendo »; *ph. p.*: physodes métachromatiques; *ph. m.*: physodes mats, d'aspect mitochondrial; *incl.*: inclusions dans les physodes; *l.*: globules lipidiques.)

- a.* — Plantule. — Deux cellules superficielles de la base du stipe, à physodes abondants et de deux types (physodes à fucosane tendant vers le type « Yendo » et physodes métachromatiques).
- b.* — *Id.* — Trois cellules superficielles du milieu du stipe, celle de droite en coupe optique, les deux autres vues par leur face externe (bleu de crésyle). Physodes à fucosane et physodes métachromatiques.
- c.* — *Id.* — Cellule superficielle de la zone méristématique stipo-frondale, bourrée de physodes (sans coloration). Physodes réfringents et physodes peu réfringents, les uns et les autres souvent pourvus d'inclusions.
- d.* — *Id.* — Trois cellules superficielles de la base de la fronde, face externe (celle du milieu seule colorée, au bleu de crésyle). — Physodes de divers types, bien moins abondants que dans la zone stipo-frondale. — Certains physodes mats arrivent à simuler des chondriosomes.
- e.* — *Id.* — Quatre cellules superficielles du milieu de la fronde (bleu de crésyle). Physodes encore moins abondants, beaucoup sont petits, du type métachromatique, ou du type mat et d'aspect mitochondrial.
- f.* — *Id.* — Cellules superficielles du milieu de la fronde, détails (bleu de crésyle). Petits physodes à grains de fucosane colorés en bleu, et physodes mats non colorés.
- g.* — *Id.* — *Idem.* Deux aspects des physodes à fucosane (bleu de crésyle).
- h.* — *Id.* — *Idem.* Physodes métachromatiques, dont certains contiennent des précipités rouges (bleu de crésyle).
- i.* — Zoospore (bleu de crésyle). — Les vacuoles sont violet pourpre.
- j.* — Paraphyse (base, d'un bleu de crésyle). — Physodes métachromatiques.

PLANCHE XXXII

LAMINARIA SACCHARINA LAMOUR.

Colorations vitales au bleu de crésyle.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *v.*: vacuoles; *end.*: endochromidies pourprées ou violettes; *ph.*: physodes; *ph. f.*: physodes à fucosane, colorés en bleu (les uns sont totalement colorés, dans d'autres le colorant a fait précipiter des grains bleus; beaucoup sont moniliformes, c'est-à-dire filamenteux et pourvus d'une série de grains de fucosane colorés en bleu); *ph. f. m.*: physodes à la fois métachromatiques (masse fondamentale pourprée), et à fucosane (précipité bleu); *ph. p.*: physodes métachromatiques (violets pourprés, avec souvent précipitation de grains rouges); *ph. p. m.*: physodes métachromatiques à peine colorables, passant au type mat; *ph. m.*: physodes mats d'aspect mitochondrial, non colorables; *l.*: globules lipidiques.)

- a.* — Trois cellules épidermiques vues de profil (sur une coupe), et une quatrième vue par sa face externe.
- b.* — Deux cellules corticales. Equivalence des diverses catégories de physodes.
- c, d, e* et *f.* — Cellules corticales, détails. Intermédiaires entre les divers types de physodes. — Chondriome.
- g.* — Deux cellules des hyphes médullaires. — Vacuoles colorées (pourpres), endochromidies filamenteuses accolées à leur paroi, physodes à fucosane, métachromatiques et mats. — Les physodes métachromatiques simulent des petites vacuoles.
- h.* — Cellule sécrétrice d'un tube mucifère. Les physodes métachromatiques simulent des petites vacuoles.



M. CHADEFAUD, DEL.

PLANCHE XXXIII

PLANTULES DE *LAMINARIA SACCHARINA*

Colorations vitales au bleu de crésyle.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *v.*: vacuoles; *end.*: endochromidies d'abord massives et violettes, se transformant ensuite en oursins d'aiguilles rouges ou pourprées; *ph.*: physodes; *ph. f.*: physodes à fucosane (en général, le colorant y fait précipiter des grains bleus; certains sont moniliformes, c'est-à-dire filamenteux et pourvus d'un chapelet de grains de fucosane bleus); *ph. f. r.*: physodes à fucosane très réfringents, rappelant le type « Yendo »; leur masse prend une teinte bleu verdâtre peu intense, et il y précipite des grains bleus; *ph. p.*: physodes métachromatiques, violets pourprés, dans lesquels peuvent précipiter des grains rouges; *ph. m.*: physodes mats non colorables, dont les formes filamenteuses se distinguent fort peu des chondriosomes; *incl.*: inclusions des physodes; *l.*: globules lipidiques.)

- a.* — Cellule superficielle de la zone méristématique stipo-frondale, bourrée de physodes à fucosane réfringents (à gauche, face externe, à droite, coupe optique; le colorant n'a pas encore atteint les parties profondes de la cellule).
- b.* — Cellules superficielles de la base de la fronde, face externe. — Les physodes sont tous à fucosane, mais la plupart ont perdu leur forte réfringence.
- b'.* — *Id.*, coupe optique. — Endochromidies.
- c, d et e.* — *Id.*, face externe. — Les physodes passent au type métachromatique; puis au type mat non colorable, mais il subsiste toujours des physodes à fucosane très réfringents.
- f.* — Cellule superficielle du milieu de la fronde, coupe optique. — Physodes à fucosane très réfringents autour du noyau.
- g, h et i.* — *Idem.*, face externe. — Encore des physodes réfringents, mais la plupart des physodes sont petits et passent au type métachromatique. Chondriome.
- j.* — Cellule du tissu interne du milieu de la fronde. — La plupart des physodes sont du type mat mitochondrial, et très difficiles à distinguer des chondriosomes.
- k, l et m.* — *Id.*, détails. — Physodes de divers types, passant au type mitochondrial.
- n.* — Cellule superficielle du stipe.



M. CHADEFAUD, DEL.

Planches XXXIII. — Plantules de *Laminaria saccharina*.

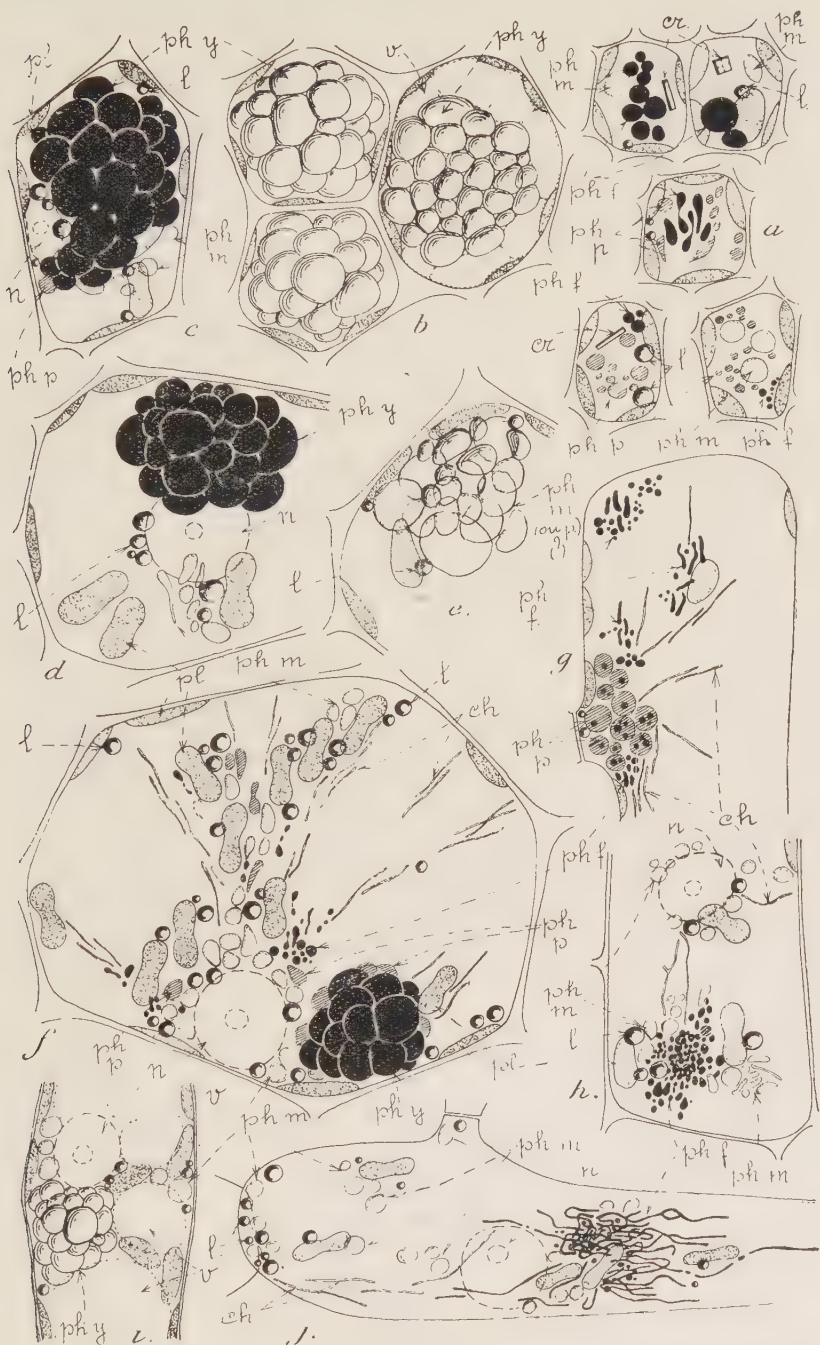
PLANCHE XXXIV

LAMINARIA CLOUSTONI EDMONST.

Observations vitales.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *v.*: vacuoles; *cr.*: cristaux intravacuolaires; *ph.*: physcides; *ph. y.*: physodes inertes, du type « Yendo »; *ph. f.*: physodes à fucosane; *ph. p.*: physodes métachromatiques; *ph. m.*: physodes mats, d'aspect mitochondrial; *l.*: globules lipidiques.)

- a.* — Cellules épidermiques de la fronde, face externe (bleu de crésyle).
- b.* — Cellules sous-épidermiques, du type « Yendo » (sans coloration).
- c.* — *Id.* (bleu de crésyle).
- d.* — Cellule du tissu cortical externe, avec amas de gros physodes inertes, du type « Yendo » (bleu de crésyle).
- e.* — *Id.* — L'amas de gros physodes inertes, bien reconnaissable, ne comprend que quelques physodes du type Yendo; les autres sont peu réfringents, métachromatiques ou non colorables (sans coloration).
- f.* — Cellule globuleuse du tissu cortical profond. — L'amas de gros physodes inertes renferme en plus des physodes du type « Yendo », quelques physodes métachromatiques. Physodes de divers types, et chondriome (bleu de crésyle).
- g* et *h.* — Cellules allongées du tissu cortical profond, avec physodes de divers types (bleu de crésyle).
- i.* — *Id.*, avec amas de physodes du type « Yendo » (sans coloration).
- j.* — *Id.*, avec physodes à fucosane filamenteux comme des chondriocentes, physodes mats globuleux, et chondriosomes.



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche XXXIV. — Laminaria Cloustoni

PLANCHE XXXV

LAMINARIA CLOUSTONI (*suite*)

Observations vitales.

(*n.*: noyaux; *ph.* phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *v.*: vacuoles; *v. s.*: vacuoles spécialisées réfringentes; *ph.*: physodes; *ph. y.*: physodes du type « Yendo »; *ph. f.*: physodes à fucosane; *ph. p.*: physodes métachromatiques; *ph. m.*: physodes mats d'aspect mitochondrial, souvent impossibles à distinguer des chondriosomes; *l.*: globules lipidiques.)

- a.* — Hyphe médullaire à physodes du type Yendo, et vacuoles spécialisées réfringentes (bleu de crésyle).
- b.* — Cellules allongées de l'assise périmédullaire (bleu de crésyle). — Vacuoles violettes.
- c.* — *Id.*, avec vacuoles spécialisées réfringentes (vert Janus).
- d.* — Hyphe médullaire (bleu de crésyle). — Vacuoles violettes, physodes métachromatiques violets pourpés, simulant des petites vacuoles.
- e.* — Cellules sécrétrices des canaux mucifères (bleu de crésyle).
- f.* — Aspect des physodes dans les cellules corticales. — En 1 et 2, physodes d'aspect mitochondrial, pouvant prendre exactement celui de chondriosomes (bleu de crésyle); en 3, physodes à fucosane, logeant un grain de fucosane dans chaque extrémité (sans coloration); en 4, physodes filamenteux à grains de fucosane (en haltères, ou moniliformes; fucosane seule colorée), physodes métachromatiques (l'un d'eux avec précipité rouge) et physodes mats non colorables (bleu de crésyle); en 5, physodes filamenteux moniliformes à grains de fucosane seuls colorés (bleu de crésyle).
- g.* — *Id.* — Physodes du type Yendo, et physodes métachromatiques globuleux ou filamenteux, passant au type mitochondrial (bleu de crésyle).
- h, i et j.* — *Id.* — Physodes mats globuleux ou filamenteux, très déformables, pouvant prendre exactement l'aspect de chondriosomes (on a figuré en *h* et *i* les aspects successifs de deux de ces physodes, qui ont eu à un moment donné exactement l'aspect de chondriocones typiques).



M. CHADEFAUD, DEL.

Planche XXXV. — *Laminaria Cloustoni*

PLANCHE XXXVI

CHORDA FILUM LAMOUR.

Colorations vitales au bleu de crésyle.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *ph.*: physodes; *ph. f.*: physodes à fucosane; *ph. p.*: physodes métachromatiques; *ph. m.*: physodes mitochondriaux, arrivant à se confondre complètement avec les chondriosomes; *ppié.*: granules précipités dans les physodes sous l'action du colorant; *pct.*: ponctuations des membranes.)

a. — Grandes cellules corticales à membrane celluloso-pectique striée obliquement et pourvue de ponctuations en X. — Orientation des éléments figurés et des inclusions du cytoplasme parallèle à celle des stries de la membrane.

b. — *Id.*, détails.

c. — *Id.*, aspects des physodes. — Physodes à fucosane pourvus de saillies globuleuses ou de queues d'aspect mitochondrial. En 6, deux gros globules et des petits grains de fucosane dans un physode filamenteux d'aspect mitochondrial; en 7, granules de fucosane dans la queue mitochondriale d'un physode; en 8, aspects successifs d'un physode à peine colorable, mais non métachromatique.

d. — Petite hyphe du tissu profond, à physodes métachromatiques. En 1, physodes violets; en 2, il y apparaît des granules rouges; en 3, les physodes ont éclaté et les granules rouges sont libres dans le cytoplasme.

e. — Grosse hyphe du tissu profond, à physodes mitochondriaux globuleux.

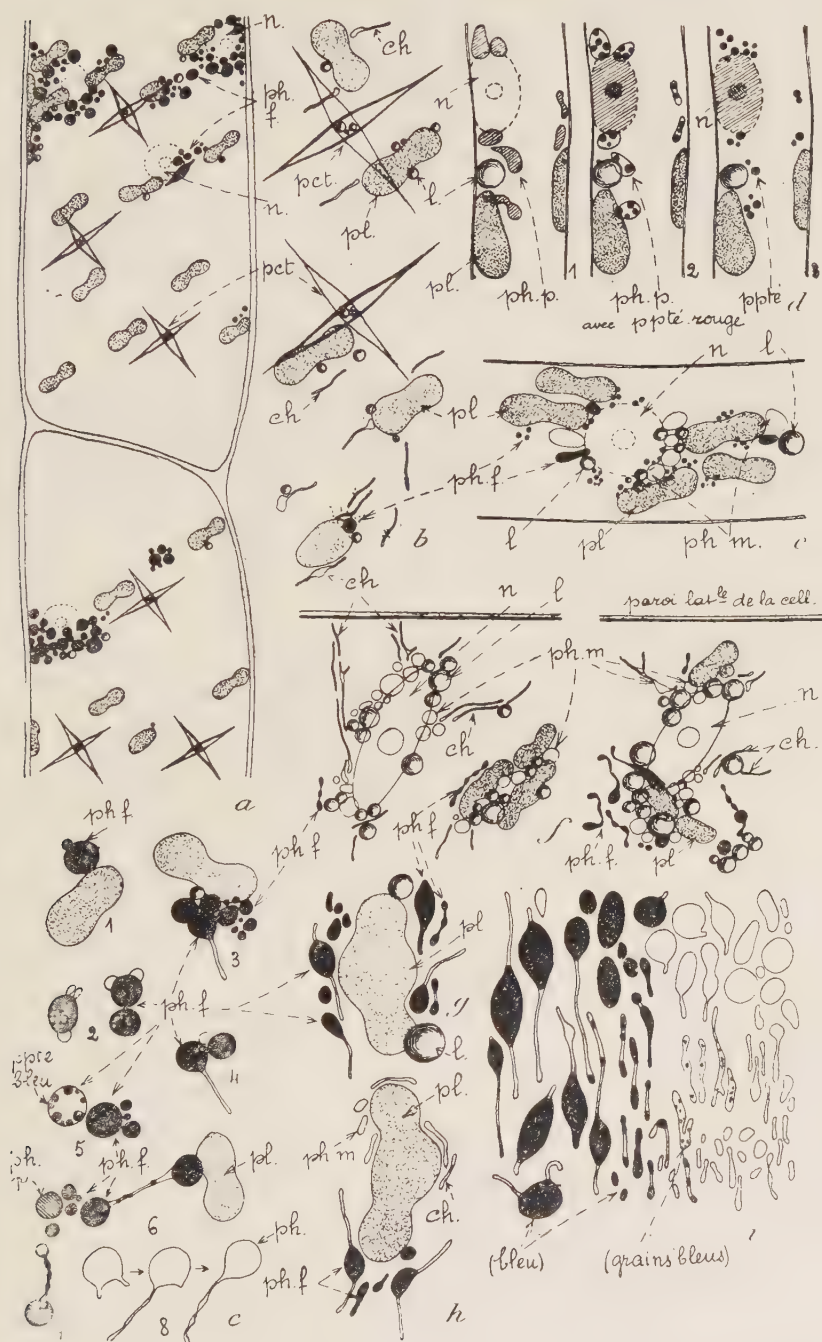
SACCORHIZA BULBOSA DE LA PYL.

Colorations vitales au bleu de crésyle, mêmes abréviations.

f. — Grosses hyphes du tissu profond, détails. — Orientation oblique des noyaux, des éléments figurés et des inclusions du cytoplasme; physodes mitochondriaux passant à des chondriosomes typiques.

g et *h.* — *Id.*, détails, plus grossi. — Phéoplastes tricentriques, physodes à fucosane à queues mitochondriales, et physodes mitochondriaux passant à des chondriosomes typiques.

i. — *Id.*, divers aspects des physodes. — Fucosane (colorée en bleu) figurée en noir; stroma mitochondrial souvent imprégné d'un peu de substances métachromatiques (et alors coloré en violet pourpre peu intense) figuré en blanc.



M. CHADEFAUD, DEL.

PLANCHE XXXVII

DICTYOTA DICHOTOMA LAMOUR.

Observations vitales.

(*n.*: noyaux; *pl.*: phéoplastes; *ch.*: chondriosomes; *v.*: vacuoles; *ph.*: physodes; *incl.*: inclusions des physodes; *ph. f.*: physodes à fucosane; *ph. m.*: physodes mats, non colorables vitalement; *ph. f. m.*: passage des physodes à fucosane aux physodes mats; *ir.*: corps « iridescents ».)

- a.* — Cellules superficielles du thalle (bleu de crésyle).
- b.* — Physodes à fucosane des cellules superficielles (sans coloration).
- c.* — Physodes et corps iridescents, *id.* (bleu de crésyle). — Noter l'existence de petits physodes en haltère ou moniliformes, formés d'un filament mitochondrial logeant des grains de fucosane, et celle de physodes à queue mitochondriale.
- d.* — Jeune tétrasporange (portion de — ; bleu de crésyle). — Petites vacuoles métachromatiques; physodes à fucosane nombreux, petits, et paraissant en voie de division

TAONIA ATOMARIA J.-G. AG.

Observations vitales.

(Mêmes abréviations; en outre: *L.*: globules lipidiques).

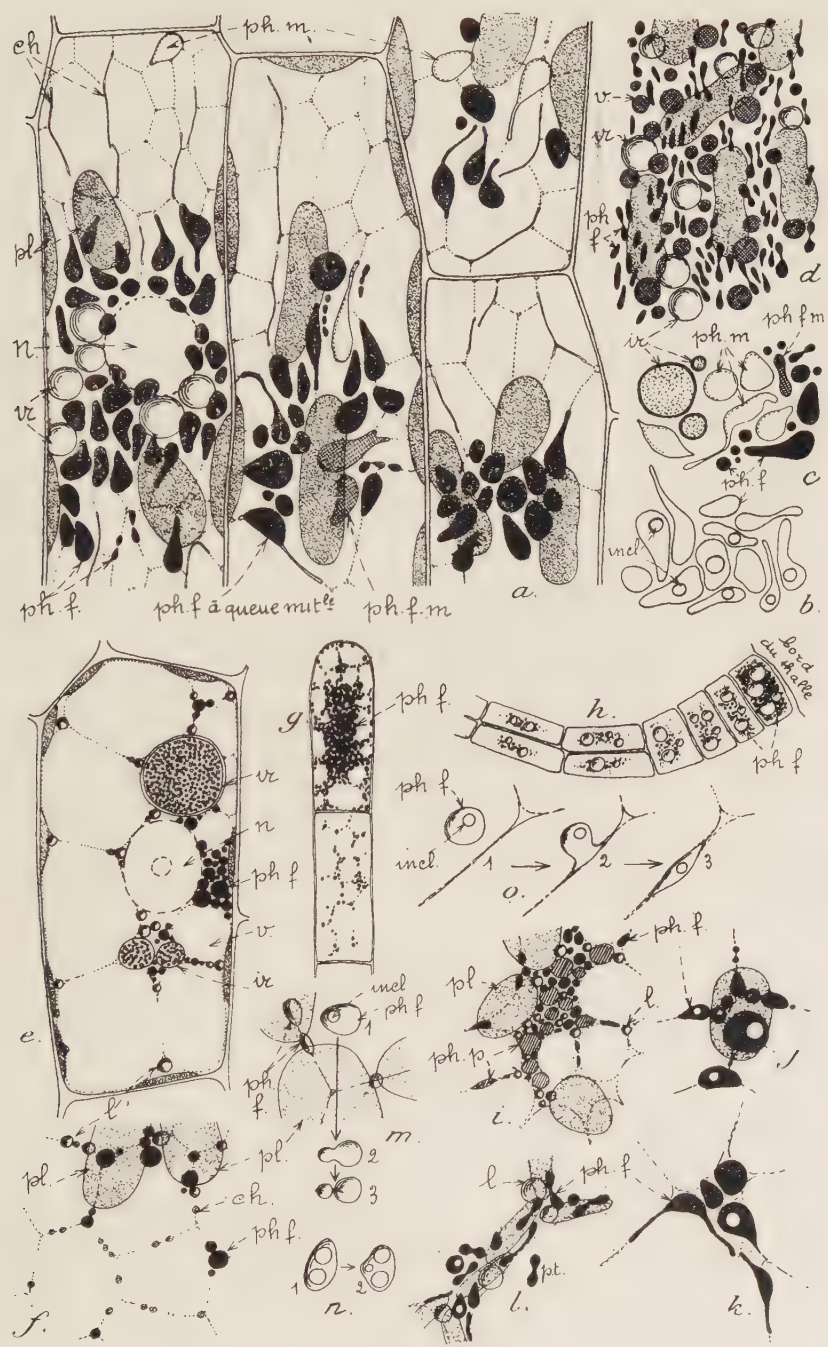
- e.* — Cellule superficielle (rouge neutre). — Corps « iridescents » granuleux.
- f.* — *Id.*, détail (rouge neutre et vert Janus). — Chondriosomes granuleux, colorés en vert; physodes à fucosane rouges.

DICTYOPTERIS POLYPODIOIDES LAMOUR.

Observations vitales.

(Mêmes abréviations)

- g.* — Distribution des physodes à fucosane dans un poil à cellule initiale terminale (bleu de crésyle).
- h.* — *Id.* dans les files de cellules qui forment chaque moitié longitudinale du limbe rubanné avec initiales marginales (bleu de crésyle).
- i.* — Cellule superficielle, détail (bleu de crésyle). — Physodes à fucosane et physodes métachromatiques.
- j* et *k.* — *Id.* (bleu de crésyle). — Aspects des physodes à fucosane.
- l.* — Jeune tétrasporange (bleu de crésyle). — Aspect des physodes, tous à fucosane, nombreux, petits, et paraissant se diviser.
- m.* — Aspects successifs d'un physode à fucosane tombé dans une vacuole, et qui s'y est divisé en deux (sans coloration).
- n.* — Aspects successifs d'un physode logé dans le cytoplasme, et contenant d'abord deux, puis trois inclusions (sans coloration).
- o.* — Un physode tombé dans une vacuole rentre dans un tractus cytoplasmique (sans coloration).



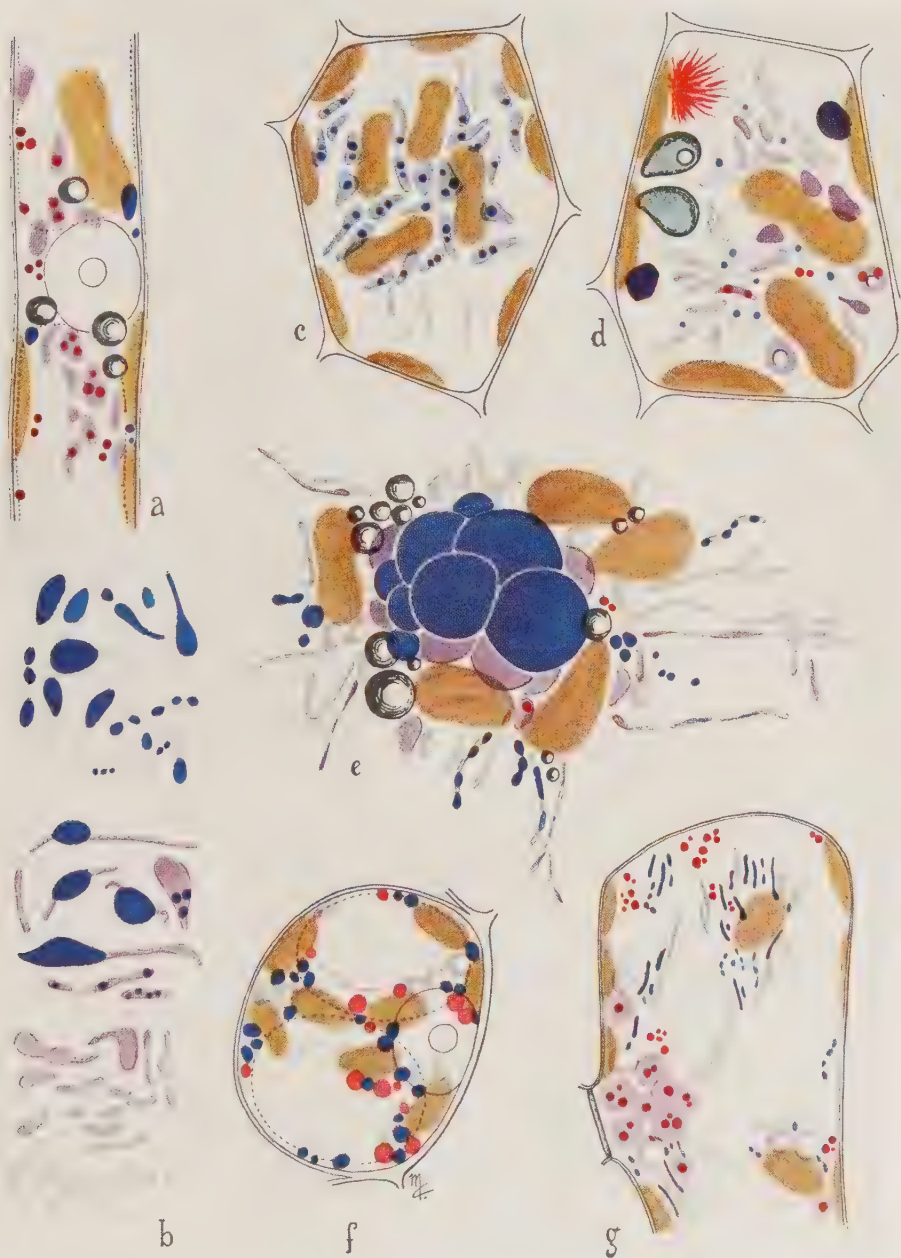
M. CHADEFAUD, DEL.

Planche XXXVII. — Dictyotacées

PLANCHE XXXVIII

PHYSODES DES LAMINARIACEES; COLORATIONS VITALES AU BLEU DE CRESYLE

- a. — *Chorda filum* Lamour. — Hyphe du tissu profond. Nombreux physodes métachromatiques colorés en violet pourpre, avec granules pourpres floclés sous l'action du colorant; quelques uns de ces physodes ayant éclaté, leurs granules sont devenus libres dans le cytoplasme. Quelques physodes à fucosane, colorés en bleu. Noyau, vacuoles (non colorées), phéoplastes, globules lipidiques.
- b. — *Saccorhiza bulbosa* De la Pyl. — Physodes observés dans les cellules des tissus profonds. De haut en bas: physodes « mitochondriaux » (non colorés) contenant des grains de fucosane (colorés en bleu); physodes métachromatiques (violet pourpre) contenant de grains de fucosane (bleus); physodes métachromatiques sans grains de fucosane, passant à des physodes « mitochondriaux », non colorables, ayant l'aspect de chondriosomes.
- c. — *Laminaria saccharina* Lamour. — Cellule superficielle de la fronde d'une plantule, à peu de distance de la zone de croissance stipo-frondale. Physodes légèrement chargés de fucosane: ils se colorent en bleu violacé, et il y floclule des grains bleus. Chondriosomes incolores.
- d. — *Idem.* — Cellule superficielle de la fronde d'une plantule, loin de la zone stipo-frondale. Dans le vacuome ont floclé 3 endochromides: deux d'entre elles ont l'aspect de masses violettes irrégulières, la troisième s'est transformée en un bouquet d'aiguilles cristallines rouges. Physodes de types très variés: deux gros physodes réfringents, de type « Yendo », colorés en bleu verdâtre; onze petits physodes à fucosane, peu réfringents, colorés en bleu franc peu intense, avec précipitation de grains bleus; une quinzaine de physodes métachromatiques semblables à ceux de la fig. a, passant à des physodes « mitochondriaux », à aspect de chondriosomes. Plusieurs physodes contiennent des inclusions sphériques non colorables.
- e. — *Laminaria Cloustoni* Edmonst. — Portion du contenu d'une grande cellule corticale. Amas de gros physodes globuleux, les uns très réfringents et chargés de fucosane (colorés en bleu), les autres peu réfringents et métachromatiques (violet pourpre). Nombreux physodes plus petits, globuleux ou diversement étirés, les uns contenant des grains de fucosane, les autres métachromatiques, d'autres enfin « mitochondriaux », avec transitions entre ces divers types. Plastés et globules lipidiques.
- f. — *Idem.* — Cellule non sécrétrice de la paroi d'un tube mucifère. Physodes à fucosane (bleus), physodes métachromatiques (rouges) et physodes « mitochondriaux » (incolores). Cinq chondriosomes. Phéoplastes, noyau, vacuoles.
- g. — *Idem.* — Grande cellule corticale allongée, physodes à fucosane (bleus), métachromatiques (pourpres, avec grains pourpres formés par floclulation) et « mitochondriaux » (incolores). Chondriosomes identiques aux physodes mitochondriaux étirés. Phéoplastes.



M. CHAFEDAUD, DEL ET PINX.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALEXEIEFF (A.). — Sur la position des Monadidés dans la systématique des Flagellés. — *Bull. Soc. Zool.*, 36, 1911.
- ALEXEIEFF (A.). — Homologie entre le stigma des Eugléniens et le kinéto-nucleus des Flagellés binucléates. — *Arch. Zool. exp. et gén.*, 10, notes et revues, 1912.
- ALEXEIEFF (A.). — Mitochondries chez quelques Protistes. — *C. R. Soc. Biol.*, 79, 1916.
- ALEXEIEFF (A.). — Mitochondries et corps parabasal chez les Flagellés. — *Id.*, 80, 1917.
- ALEXEIEFF (A.). — Nature mitochondriale du corps parabasal des Flagellées. — *Id.*, 80, 1917.
- ALEXEIEFF (A.). — Nouvelles observations sur les chondriosomes chez les Protozoaires. — *Arch. f. Prot.*, 65, 1929.
- ALLORGE (P.). — Hétérocontes, ou Xanthophycées ? — *Revue Algologique*, 5, 1930.
- ALTMANN (R.). — Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. — *Leipzig*, 1890.
- APSTEIN (C.). — *Cyclopterus lumpus* des Seehase. Seine Fischerei und sein Mageninhalt. — *Mitt. deutsch. Seefisch. Ver.*, 26, 1910.
- ARNOLDI (W.). — Materialien z. Morphologie der Meeressiphonien. II. Bau des Thalloms von *Dictyosipharia*. — *Flora*, N.-F. 5, 1913.
- ASKENASY (E.). — Ueber die Entwicklung von *Pediastrum*. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 6, 1888.
- BABES (V.). — Beobachtungen über die metachromatische Körperchen. — *Zeitschr. f. Hygiene*, 20, 1895.
- BACHRACH (E.) et LEFÈVRE (M.). — Contribution à l'étude du rôle de la silice chez les êtres vivants; observations sur la biologie des Diatomées. — *Journ. de physiol. et de pathol. gén.*, 27, 1929.
- BACHRACH (E.) et LEFÈVRE (M.). — Quelques observations chez les Diatomées nues. — *Trav. cryptog. dédiés à L. Mangin*, Paris, 1931.
- BAKER (W.-B.). — Studies in the life-history of *Euglena*. — *Biol. Bull.*, 51, 1926.
- BAKER (C.-L.). — Studies on the cytoplasmic components of *Euglena gracilis* Klebs. — *Arch. f. Prot.*, 80, 1933.
- BEAUCHAMP (P. de). — *Astasia captiva* n. sp., Euglenien parasite de *Catenula Lemnae* A. Dug. — *Arch. zool. exp. et gén.*, 5, 6, notes et revues, 1911.
- BEHRENS (J.). — Beitrag zur Kenntnis der Befruchtungsvorgänge bei *Fucus vesiculosus*. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 6, 1886.
- BENDA (C.). — Die Mitochondria. — *Ergebn. d. Anat. und Entwickl.*, 12, 1902.

- BERGON (P.). — Biologie des Diatomées. Les processus de division, de rajeunissement de la cellule et de sporulation chez *Biddulphia mobiliensis*. — *Bull. soc. bot. Fr.*, 54, 1907.
- BERTHOLD (G.). — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 13, 1882.
- BERTHOLD (G.). — Studien über Protoplasmamechanik. — *Leipzig*, 1886.
- BLACKMANN (F.-F.). — The primitive Algae and Flagellatae. — *Ann. of Bot.*, 14, 1900.
- BLACKMANN (F.-F.) et TANSLEY (A.-G.). — A revision of the green Algae. — *New Phytolog.*, 1, 1902.
- BOHLIN (K.). — Studier öfver några släkten af Alggrupperna Confervales. — *Bihang. Svensk. Vet. Ak. Handlningar*, 23, 1897.
- BOHLIN (K.). — Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen. — *Öfversigt af K. Svenska Vet. Ak. Förhandlingar Nr. 9, Meddelanden Från Stockholms Högskola Nr. 169*, 1897.
- BOLD (H.-C.). — Life-history and cell structure of *Chlorococcum infusionum*. — *Bull. Torrey Bot. Club*, 57, 1930.
- BOROWSKY (W.). — Untersuchungen über *Actinosphaerium Eichornii*. — *Arch. f. Prot.*, 19, 1910.
- BOUBIER (A.-M.). — Contributions à l'étude du pyrénioïde. — *Bull. Herbier Boissier*, 7, 1899.
- BOURQUIN (H.). — Starch-formation in *Zygnema*. — *Bot. Gaz.*, 44, 1917.
- BRAND (F.). — Ueber einige Verhältnisse des Baues und Wachstums von *Cladophora*. — *Bot. Centralbl.*, 10, 1901.
- BRAUN (A.). — Betrachtungen ueber die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. — *Leipzig*, 1851.
- BRISTOL (B.-M.). — On the life-history and cytology of *Chlorochytrium grande*, sp. nov. — *Ann. of Bot.*, 31, 1917.
- BRISTOL (B.-M.). — A review of the genus *Chlorochytrium* Cohn. — *Journ. of Linn. Soc., Bot.*, 45, 1920-22.
- BRUNS (E.). — Ueber die Inhaltskörper der Meeresalgen. — *Flora*, 79, 1894.
- CARTER (N.). — The Cytology of the Cladophoraceae. — *Ann. of Bot.*, 33, 1919.
- CARTER (N.). — Studies on the Chloroplasts of Desmids. — *id.*, 34, 1920.
- CARTER (N.). — An investigation into the Cytology and Biology of the Ulvaceae. — *id.*, 40, 1926.
- CARTER (N.). — Freshwater Algae. — *Journ. Linn. Soc. London, Bot.*, 46, 1922.
- CASSAIGNE (Y.). — Origine et évolution du vacuome chez quelques Champignons. — *Rev. gén. de Bot.*, 43, 1931.
- CHADEFAUD (M.). — Contribution à l'étude de quelques éléments morphologiques des cellules chez les Algues de mer. — *Le Botaniste*, 18, 1927.
- CHADEFAUD (M.). — Les physodes des Phéophycées, leur coloration vitale et leur structure. — *Bull. soc. bot. Fr.*, 76, 1929.
- CHADEFAUD (M.). — Les physodes des Phéophycées et l'instabilité cytoplasmique. — *Idem*, 76, 1929.
- CHADEFAUD (M.). — La répartition des physodes dans les cellules des Phéophycées. — *id.*, 77, 1930.
- CHADEFAUD (M.). — Observations cytologiques sur les Confervacées. — *id.*, 77, 1930.

- CHADEFAUD (M.). — Le vacuome et les physodes de deux *Desmarestia*. — *id.*, 78, 1931.
- CHADEFAUD (M.). — L'instabilité cytoplasmique chez les Algues. — *Trav. crypt. dédiés à L. Mangin*, Paris, 1931.
- CHADEFAUD (M.). — Sur la signification morphologique du stigma des zoospores et des zoogamètes chez les Hétérokontes et les Phéophycées. — *C. R. Ac. Sc.*, 1931.
- CHADEFAUD (M.). — Sur le chondriome des Algues vertes. — *C. R. Ac. Sc.*, 1932.
- CHADEFAUD (M.). — Sur la cytologie d'un Monas, comparée à celle de quelques autres organismes flagellés. — *Ann. de Protistol.*, 3, 1932.
- CHADEFAUD (M.). — Sur les physodes des Phéophycées. — *C. R. Ac. Sc.*, 1932.
- CHADEFAUD (M.). — Observation du *Thamniocbate Huberi* Gay en Vendée. — *Rev. algologique*, 6, 1932.
- CHADEFAUD (M.). — Existence d'une structure infravisible orientée du cytoplasme chez les Algues. — *C. R. Ac. Sc.*, 1933.
- CHADEFAUD (M.). — Les colorations vitales chez les Agues. — *C. R. Ac. Sc.*, 1933.
- CHADEFAUD (M.). — Les corps mucifères et les trichocytes des Eugléniens et des Chloromonadines. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 81, 1934.
- CHADEFAUD (M.). — Signification morphologique des physodes des Phéophycées. — *C. R. Ac. Sc.*, 1934.
- CHATTON (E.). — Les Péridiniens parasites. Morphologie, Reproduction, Ethologie. — *Arch. de Zool. gen. et exp.*, 59, 1920.
- CHATTON. — Study of the Dinoflagellate *Polykrikos Schwartzi*, as a contribution to general cytology. — *The Collecting net*, 5, 1930.
- CHATTON (E.). — Essai d'un schéma de l'énergide d'après une image objective et synthétique : le Dinoflagellé *Polykrikos Schwartzi* Bütschli. — *Arch. zool. italiano*, 16, 1930.
- CHATTON (E.). — *Polykrikos Beauchampi*, n. g., n. sp., Dinoflagellé polydinide autotrophe. — *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 58, 1933.
- CHATTON (E.) et GRASSÉ (P.). — Le chondriome, le vacuome, les vésicules osmophiles, le parabasal, les trichocystes et les endocystes du Dinoflagellé *Polykrikos Schwartzi* Bütschli. — *C. R. Soc. Biol.*, 100, 1929.
- CHAZE (J.). — Contribution à l'étude biologique des alcaloïdes du Tabac. — *Ann. Sc. Nat., Bot.*, 10^e série, 14, 1932.
- CHEMIN (E.). — Les cristaux protéiques de quelques espèces marines du g. *Cladophora*. — *C. R. Ac. Sc.*, 193, 1931.
- CHIFFLOT (J.) et GAUTIER (C.). — Sur le mouvement intraprotoplasmique à forme brownienne des granulations cytoplasmiques. — *Journ. de Bot.*, 19, 1905.
- CHMIELEVSKY (W.). — Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in der Zygoten der *Spirogyra* Arten. — *Bot. Zeit.*, 48, 1891.
- CHMIELEVSKY (W.). — Ueber Bau und Vermehrung der Pyrenoïde bei einigen Algen. — *Analyse en allemand dans Bot. Centralbl.*, 69, 1897.
- CHMIELEVSKY (W.). — Die Pyrenoïde. — *Bot. Centralbl.*, 77.
- CHODAT (R.). — Ueber die Entwicklung der *Eremosphaeca viridis*. — *Bot. Zeit.*, 53, 1895.
- CHODAT (R.). — Sur la structure et la biologie de deux Algues pélagiques. — *Journ. de Bot.*, 10, 1896.

- CHODAT (R.). — Les Algues vertes de la Suisse. — *Berne*, 1902.
- CHOLNOKY (B. v.). — Beitr. z. kenntnis der karyologie von *Microspora*. — *Zeitschr. f. Zellforsch.*, 16, 1932.
- CHOLNOKY (B. v.). — Beitr. z. kenntnis der karyologie der Diatomeen. — *Arch. f. Prot.*, 80, 1933.
- CONRAD (W.). — Le genre *Microglena* C. G. Ehr. (1838). — *Arch. f. Prot.*, 60, 1927.
- CONRAD (W.). — Flagellates nouveaux ou peu connus I. — *Arch. f. Prot.*, 70, 1930.
- COMBES (R.). — La vie de la cellule végétale. — *A. Colin, Paris*, 1927 et 1928.
- CORTI (A.). — Studi di morfologia cellulare. Lacunoma, apparato interno de Golgi, chondrioma, idiosoma. — *Ricerche di Morfologia*, 4, 1924.
- COWDRI (E.-V.). — General Cytology. — *Chicago Univ.-Press*, 1925.
- COWDRI (E.-V.). — Special Cytology. — *New-York*, 1928.
- CRATO (E.). — Beitr. z. Kenntniss der Protoplasma struktur. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 10, 1892.
- CRATO (E.). — Die Physode, ein Organ des Zellenleibes. — *Id.*, 10, 1892.
- CRATO (E.). — Ueber die Hansteen'schen Fucosankörner. — *Id.*, 11, 1893.
- CRATO (E.). — Morphologische und Mikrochemische Untersuchungen über die Physoden. — *Bot. Zeit.*, 51, 1893.
- CRATO (E.). — Beitr. z. Anat. und. Physiol. d. Elementarorganismen. — *Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl.*, 7, 1896.
- CROUAN. — Algues marines du Finistère (exsiccata) ; Fucoïdées. — 1852.
- CZEMPYREK (H.). — Beitr. z. Entw. d. Protophyten: V. Beitr. z. Kenntniss der Schwärmerbildung bei der Gattung *Cladophora*. — *Arch. f. Prot.*, 72, 1930.
- CZURDA (V.). — Morphologie und Physiologie der Algen-stärkekörner. — *Beitr. z. bot. Centr.*, 45, 1929.
- CZURDA (V.). — Ueber Pyrenoidveränderung bei der Stärkebildung in *Spirogyra*-Zellen. — *Ber. d. d. Bot. Ges.*, 47, 1929.
- DAHLGREN (U.) and KEPNER (W.-A.). — A textbook of the principles of animal histology. — *New-York*, 1908.
- DANGEARD (P.-A.). — Mémoire sur les Chlamydomonadinées, ou l'histoire d'une cellule. — *Le Botaniste*, 6, 1898.
- DANGEARD (P.-A.). — Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions. Le *Polytoma uvella*. — *Le Bot.*, 8, 1901.
- DANGEARD (P.-A.). — Recherches sur les Eugléniens. — *Le Bot.*, 8, 1902.
- DANGEARD (P.-A.). — Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs. — *Le Bot.*, 11, 1910.
- DANGEARD (P.-A.). — Les pyrénoides chez les Cryptomonadinées. — *Bull. Soc. bot. Fr.*, 58, 1911.
- DANGEARD (P.-A.). — La métachromatine chez les Mucorinées. — *Bull. soc. mycol.*, 32, 1916.
- DANGEARD (P.-A.). — Note sur la vitesse de pénétration des substances dans la cellule végétale. — *Bull. soc. bot. Fr.*, 63, 1916.
- DANGEARD (P.-A.). — La métachromatine chez les Algues et les Champignons. — *Bull. soc. bot. Fr.*, 63, 1916.
- DANGEARD (P.-A.). — Plastidome, vacuome et sphérome dans *Selaginella Kraussiana*. — *C. R. Ac. Sc.*, 1920.
- DANGEARD (P.-A.). — La structure de la cellule végétale. — *C. R. Ac. Sc.*, 1920.

- DANGEARD (P.-A.). — Observations sur une Algue cultivée à l'obscurité depuis huit ans. — *C. R. Ac. Sc.*, 1921.
- DANGEARD (P.-A.). — La structure des *Vaucheria* dans ses rapports avec la terminologie des éléments cellulaires. — *La Cellule*, 1925.
- DANGEARD (P.-A.). — Notes de vacances sur les organismes inférieurs et la question du vacuome. — *Le Botaniste*, 21, 1930.
- DANGEARD (P.-A.). — Observations sur la culture de *Gonium sociale* dans différents milieux nutritifs liquides ou solides. — *Le Bot.*, 22, 1930.
- DANGEARD (P.-A.). — Note sur le *Platymonas Roscoffensis*. — *Recueil de trav. cryptog. dédiés à L. Mangin, Paris*, 1931.
- DANGEARD (P.-A.). — Note sur la formation des granules chromatiques dans le cytoplasme de quelques Algues sous l'influence des colorants vitaux, et en particulier du rouge neutre. — *Le Botaniste*, 24, 1932.
- DANGEARD (P.-A.). — Note sur un cas de mutation dite régressive chez les Algues. — *Le Bot.*, 25, 1933.
- DANGEARD (P.-A.). — Mémoire sur *Apistonema submarinum*, sp. n. — *Le Bot.*, 26, 1934.
- DANGEARD (P.-A.) et DANGEARD (P.). — Recherches sur le vacuome des Algues inférieures. — *C. R. Ac. Sc.*, 1924.
- DANGEARD (P.). — Etudes de biologie cellulaire : évolution du système vacuolaire chez les Végétaux. — *Le Botaniste*, 15, 1923.
- DANGEARD (P.). — Coloration vitale de l'appareil vacuolaire chez les *Péridiniens*. — *C. R. Ac. Sc.*, 1923.
- DANGEARD (P.). — Le vacuome chez les Eugléniens. — *Bull. soc. bot. de Fr.*, 71, 1924.
- DANGEARD (P.). — Quelques remarques nouvelles sur le cytoplasme des Spirogyres. — *Rev. algologique*, 1, 1924.
- DANGEARD (P.). — Observ. cytol. sur les poils foliaires en forme de paraphyses des Polytrics. — *Bull. soc. bot. Fr.*, 1925.
- DANGEARD (P.). — Sur l'origine des vacuoles. — *Le Botaniste*, 18, 1927.
- DANGEARD (P.). — Recherches sur les *Bangia* et les *Porphyra*. — *Le Botaniste*, 18, 1927.
- DANGEARD (P.). — L'appareil mucifère et le vacuome chez les Euglènes. — *Ann. de Protistol.*, 1, 1928.
- DANGEARD (P.). — Observations vitales sur le protoplasme des Algues. — *C. R. Ac. Sc.*, 1930.
- DANGEARD (P.). — A propos de quelques travaux récents sur les grains de fuco-sane des Phéophycées. — *Bull. soc. bot. Fr.*, 77, 1930.
- DANGEARD (P.). — Le mouvement cytoplasmique et les cytosomes chez les Diatomées. — *Ann. de Protistol.*, 3, 1930.
- DANGEARD (P.). — Le vacuome des Algues et sa transmission par les zoospores — *C. R. Ac. Sc.*, 1932.
- DANGEARD (P.). — Traité d'Algologie. — *P. Lechevalier, édit.*, Paris, 1933.
- DARWIN (Ch.). — Insectivorous plants. — *London*, 1878.
- DARWIN (Fr.). — On the process of Aggregation in the tentacles of *Drosera rotundifolia*. — *Quat. journ. of micr. Sc.*, 1876.
- DARWIN (Fr.). — Ueber die aggregation in protoplasma von *Drosera rotundifolia*. — *Bot. Zeit.*, 1886.

- DAVIS (B.-M.). — The fertilization of *Albugo candida*. — *Bot. Gaz.*, 29, 1900.
- DAVIS (B.-M.). — Spore formation in *Derbesia*. — *Ann. of Botan.*, 22, 1908.
- DEFER. — Sur les grains de fucosane des Phéophycées. — *Bull. soc. bot. Fr.*, 77, 1930.
- DERBÈS (A.) et SOLIER (A.-J.). — Mémoire sur quelques points de la physiologie des Algues. — *C. R. Ac. Sc.*, t. suppl. 1, 1856.
- DERSCHAU (M. v.). — Beziehungen zwischen Zellkern und Pyrenoiden bei den Chlorophyceen. — *Vorl. Mitt. aus Ber d. d. Bot. Ges.*, 1909.
- DEVAUX (H.). — La structure moléculaire de la cellule et des tissus vivants. — *Bull. soc. fr. de Physique*, 6^e série, 9, 1928.
- DEVAUX (H.). — La structure moléculaire de la cellule végétale. — *Bull. soc. bot. Fr.*, 75, 1928.
- DEVAUX (H.). — Les affinités cellulaires. — *id.* 77, 1930.
- DEVAUX (H.). — Le lien entre l'organisation et l'activité vitale. Rôle des membranes plasmiques. — *C. R. Ac. Sc.*, 1930.
- DEVAUX (H.). — Les lames très minces et leurs propriétés physiques. — *Journ. de Phys. et Radium*, série 7, 2, 1931.
- DOBELL (C.). — Contr. to the Cytology of the Bacteria. — *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, 56, 1911.
- DÖRFLIN (F.). — Untersuchungen über Chrysomonadinen, III : Arten von *Chromulina* und *Ochromonas*... — *Arch. f. Prot.*, 46, 1923.
- DÖRFLIN (F.) et REICHENOW. — Lehrbuch der Protozoenkunde. — *Jena*, 1929.
- DOMBRAY (P.). — Contribution à l'étude des corps oléiformes des Hépatiques des environs de Nancy. — *Thèse, Paris*, 1926.
- DUBOSCQ (O.) et GRASSÉ (P.-P.). — L'appareil parabasal et les constituants cytoplasmiques de Zooflagellés. — *C. R. Ac. Sc.*, 1931.
- DUBOSCQ (O.) et GRASSÉ (P.-P.). — L'appareil parabasal des Flagellés. — *Arch. Zool. gén. et exp.*, 73, 1933.
- DUCELLIER. — Notes sur le pyrénioïde dans le g. *Cosmarium*. — *Bull. Soc. bot. Genève*, 1917.
- DUJARDIN (E.). — Recherches sur les organismes inférieurs. — *Ann. Sc. nat., zool.*, 4, 1835.
- EBERDT. — Beitr. z. Entwicklungsgeschichte der Stärke. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 22, 1891.
- EMBERGER (L.). — Recherches sur le protoplasme des Lycopodiées. — *Arch. anat. micr.*, 19, 1923.
- ENGELMANN (T.-W.). — Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen. — *Arch. f. d. ges. Phys.*, 29, 1882.
- EHRENBURG (C.-G.). — Die Infusionsthierehen... — *Leipzig*, 1838.
- FAMIN (A.). — Action de la température sur les Végétaux. — *Thèse, Paris*, 1933.
- FAURÉ-FRÉMIET (E.). — Sur les réactions chimiques des mitochondries. — *id.*, 67, 1909.
- FAURÉ-FRÉMIET (E.). — Etudes sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. — *Arch. anat. microsc.*, 11, 1910.
- FAURÉ-FRÉMIET (E.), MAYER (A.) et SCHAEFFER (J.). — Sur la constitution et le rôle des mitochondries. — *C. R. Soc. biol.*, 66, 1909.
- FERGUSON (J.-M.). — On the mitotic division of *Draparnandia glomerata*. — *Ann. of Bot.*, 46, 1932.

- FISCH. — Untersuchungen über einige Flagellaten. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 42, 1885.
- FISCHER (A.). — Ueber das Vorkommen von Gypskrystallen bei den Desmidiaceen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 14, 1883.
- FRANCÉ (R.). — Zur Morphologie und Physiologie der Stigmata der Mastigophoren. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 56, 1893.
- FRANCÉ (R.). — Ueber die organisation von *Chlorogonium*. — *Budapesth*, 1897.
- FRANCÉ (R.). — Die Organisation des Protoplasmas. — 1904.
- FRANCÉ (R.). — Die Lichtsinnes-Organen der Algen. — *Stuttgart*, 1908.
- FRANCÉ (R.). — Unters. ü. die Sinnesfunktion der augenflecke bei Algen. — *Arch. Hydrobiol.*, 4, 1909.
- FREY (A.). — Etudes sur les vacuoles à cristaux des Clostéries. — *Rev. gén. de Bot.*, 1926.
- FRITSCH (F.). — Ueber Entwicklungstendenzen bei Desmidiaceen. — *Zeitschr. f. Bot.*, 23, 1930.
- FRITSCH (F.). — The structure and reproduction of the Algae, I. — *Cambridge Univ. Press*, 1935.
- GALIANO (E. F.). — La acción del nitrato de plata reducido (figación al urano formol) sobre alguno Protozoos. — *Treb. Soc. biol. Barcelona*, 5, 1916.
- GAVAUDAN (P.). — Recherches sur la cellule des Hépatiques. — *Thèse, Paris*, 1930.
- GAVAUDAN (P.). — Quelques remarques sur *Chlorochromonas polymorpha* n. sp. — *Le Botaniste*, 23, 1931.
- GAVAUDAN (P.). — Sur l'identité du vacuome métachromatique et de la leucosine des Monadinées et Chrysomonadinées. — *C. R. Ac. Sc.*, 194, 1932.
- GAVAUDAN (P.). — Sur quelques obs. concernant la structure physique du cytoplasme d'un Champ. hémiascomycète, l'*Ascoidea rubescens* Bref. — *C. R. Ac. Sc.*, 195, 1932.
- GAVAUDAN (P.). — Sur une certaine corrélation entre la réversibilité des phénomènes d'instabilité cytoplasmique et la disparition spontanée des color. vitales du vacuome dans l'*Ascoidea rubescens*. — *C. R. Ac. Sc.*, 196, 1933.
- GAVAUDAN (P.) et VARITCHAK (B.). — Quelques remarques sur les phénomènes d'instabilité cytoplasmique. — *Bull. soc. bot. Fr.*, 79, 1932.
- GAVAUDAN (P.). — L'évolution du vacuome et le glycogène chez *Ascoidea rubescens*. — *Id.*, 79, 1932.
- GAY (F.). — Recherches sur le développement et la classification de quelques Algues vertes. — *Paris*, 1891.
- GETTLER (L.). — Die Microphytenbiocenose der *Fontinalis*-Bestände des Lunzer Untersees, und ihre Abhängigkeit von Lichte. — *Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol.*, 1922.
- GETTLER (L.). — Studien über das Hämatochrom und die Chromatophoren von *Trentepohlia*. — *Oster. bot. Zeitschr.*, 1-5, 1923.
- GETTLER (L.). — Zellbau von *Glaucocystis nostochinarum* und *Gleocarya Witrockiana*, und die chromatophoren-Symbiose von Mereschkowski. — *Arch. f. Prot.*, 47, 1923.
- GETTLER (L.). — Ueber einige wenig bekannte Süßwasserorganismen mit roten oder blaugrünen Chromatophoren. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis pflanzlicher Chromatophoren. — *Revue Algologique*, 1, 1924.

- GEITLER (L.). — Zur Kenntnis der Gattung *Pyramidomonas*. — *Arch. f. Prot.*, 52, 1925.
- GEITLER (L.). — Beitr. z. Kenntnis der Flora ostholsteinischer Seen. — *Arch. f. Prot.*, 52, 1925.
- GEITLER (L.). — Ueber Chromatophoren und Pyrenoide bei Peridineen. — *Arch. f. Prot.*, 53, 1926.
- GEITLER (L.). — Zur Morphol. und Entwicklungsgeschichte der Pyrenoide. — *Arch. f. Prot.*, 56, 1926.
- GEITLER (L.). — Ein grünes Filarplasmodium und andere neue Protisten. — *Arch. f. Prot.*, 69, 1930.
- GEITLER (L.). — Die Formwechsel der pennaten Diatomeen. — *Arch. f. Prot.*, 78, 1932.
- GÉNEVOIS (L.). — Coloration vitale et respiration. — *Protoplasma*, 1928.
- GÉNEVOIS (L.). — Sur la fermentation et la respiration chez les Végétaux chlorophylliens. — *Rev. Gén. Bot.*, 40, 1928.
- GIRARD (P.). — Relation entre l'état électrique de la paroi cellulaire et sa perméabilité à un ion donné. — *C. R. Ac. Sc.*, 169, 1919.
- GIRARD (P.). — La perméabilité sélective des parois vivantes et inertes aux ions et les conséquences chimiques qu'elle comporte. — *Ann. Physiol. et Ph.-Ch. biol.*, 1, 1925.
- GOEBEL (K.). — Pflanzenbiol.-Schilderungen. — *Marburg*, 1893.
- GRAFE (V.). — *Bioch. Zeitschr.*, 159, 1925.
- GRAFE (V.). — *Planta Arch. f. wiss. Bot.*, 2, 1926.
- GRASSÉ (P.-P.). — Vacuome et app. de Golgi des Euglénien. — *C. R. Ac. Sc.*, 180, 1925.
- GRASSÉ (P.-P.). — Sur le stigma ou app. parabasal des Euglènes. — *C. R. Soc. Biol.*, 94, 1926.
- GRASSÉ (P.-P.). — Contrib. à l'étude des Flagellés parasites. — *Arch. zool. expér. et gén.*, 65, 1926, et *Thèse, Paris*, 1926.
- GRASSÉ (P.-P.) et POISSON (R.). — Nouvelles observations sur la Cytologie des Euglènes. — *C. R. Soc. Biol.*, 114, 1933.
- GRIMME (A.). — Die wichtigsten Methoden der Bakterienfärbung in ihrer Wirkung auf die Membran, den Protoplasten, und die Einschlüsse der Bakterienzelle. — *Zentralbl. f. Bakt. und Paras.*, 32, 1902.
- GROSS (Ilse). — Beitr. z. Entw. der Protophyten. — VII. Entw., Phasenwechsel und Sexualität bei der Gattung *Ulothrix*. — *Arch. f. Prot.*, 73, 1931.
- GROVE (W.-B.). — *Pleodorina illinoiensis* Kof. in Britain. — *New Phytol.*, 14, 1915.
- GUIGNARD (L.). — Observations sur l'appareil mucifère des Laminariacées. — *Ann. des Sc. Nat., Bot.*, 15, 1892.
- GUIGNARD (L.). — Développement et constitution des anthérozoïdes des Algues. — *Rev. Gén. de Bot.*, 1, 1889.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur la présence des corpuscules métachromatiques dans les Bactéries. — *Lyon médical*, 1902.
- GUILLIERMOND (A.). — Recherches cytologiques sur les Levures et quelques moisissures à formes levures. — *Thèse, Paris*, 1902.
- GUILLIERMOND (A.). — Les corpuscules métachromatiques, ou grains de volutine. — *Bull. Inst. Pasteur*, 4, 1906.

- GUILLIERMOND (A.). — Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées. — *Rev. gén. de Bot.*, 18, 1906.
- GUILLIERMOND (A.). — Recherches cytologiques sur la germination des graines de quelques Graminées, et contribution à l'étude des grains d'aleurone. — *Arch. anat. micr.*, 10, 1908.
- GUILLIERMOND (A.). — A propos des corpuscules métachromatiques, ou grains de volutine. — *Arch. f. Protist.*, 19, 1910.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur les mitochondries des cellules végétales. — *C. R. Ac. Sc.*, 1911.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur la formation des chloroleucites aux dépens des mitochondries. — *C. R. Ac. Sc.*, 1911.
- GUILLIERMOND (A.). — Recherches sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastides des végétaux (leuco, chloro- et chromoplastes). Contribution à l'étude des mitochondries dans les Végétaux. — *Arch. anat. micr.*, 14, 1912.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur l'étude vitale du chondriome de l'épiderme des pétales d'*Iris germanica* et son évolution en leuco et chromoplastes. — *C. R. Soc. Biol.*, 74, 1913.
- GUILLIERMOND. — Nouvelles observations vitales sur le chondriome des cellules épidermiques de la fleur d'*Iris germanica*, I et II. — *C. R. Soc. Biol.*, 77 et 78, 1915.
- GUILLIERMOND (A.). — Recherches sur le chondriome chez les Champignons et les Algues. — *Rev. gén. de Bot.*, 17, 1915.
- GUILLIERMOND (A.). — Mitochondries et système vacuolaire. — *C. R. Ac. Sc.*, 1918.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur la métachromatine et les composés phénoliques de la cellule végétale. — *C. R. Ac. Sc.*, 1918.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur la signification du chondriome. — *Rev. gén. de Bot.*, 30, 1918.
- GUILLIERMOND (A.). — Observations vitales sur le chondriome des Végétaux, et recherches sur l'origine des chromoplastides et le mode de formation des pigments xanthophylliens et carotiniens. — *Rev. gén. de Bot.*, 31, 1919.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur l'origine des vacuoles dans les cellules de quelques racines. — *C. R. Soc. Biol.*, 83, 1920.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur la coexistence dans la cellule végétale de deux variétés distinctes de mitochondries. — *C. R. Soc. Biol.*, 83, 1920.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur les relations entre le chondriome des Champignons et la métachromatine. — *C. R. Soc. Biol.*, 83, 1920.
- GUILLIERMOND (A.). — A propos de la métachromatine. — *C. R. Soc. Biol.*, 83, 1920.
- GUILLIERMOND (A.). — Nouvelles recherches sur l'appareil vacuolaire des végétaux. — *C. R. Ac. Sc.*, 1920.
- GUILLIERMOND (A.). — Caractères différentiels de l'appareil vacuolaire et du chondriome dans la cellule végétale. — *C. R. Soc. Biol.*, 83, 1920.
- GUILLIERMOND (A.). — La constitution morphologique du cytoplasme dans la cellule végétale. — *Rev. gén. des Sc. pures et appl.*, 1921.
- GUILLIERMOND (A.). — Les constituants morphologiques du cytoplasme. — *Bull. Sc. Fr. et Belgique*, 54, 1921.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur les éléments figurés du cytoplasme chez les Végétaux :

- chondriome, appareil vacuolaire et granulations lipidiques. — *Arch. de Biol.*, 31, 1921.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur la formation des chloroplastes dans l'*Elodea canadensis*. — *C. R. Soc. Biol.*, 85, 1921.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur le chondriome des Conjuguées et des Diatomées. — *C. R. Soc. Biol.*, 85, 1921.
- GUILLIERMOND (A.). — Nouvelles observations sur l'origine des plastides chez les Phanérogames. — *Rev. gén. de Bot.*, 33, 1921.
- GUILLIERMOND (A.). — Observations cytologiques sur le bourgeon d'*Elodea canadensis*. — *C. R. Ac. Sc.*, 1921.
- GUILLIERMOND (A.). — Origine et évolution du système vacuolaire des cellules végétales et des grains d'aleurone. — *C. R. Soc. Biol.*, 85, 1922.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur la coloration vitale des chondriosomes. — *C. R. Soc. Biol.*, 88, 1923.
- GUILLIERMOND (A.). — Nouvelles recherches sur les constitutants morphologiques du cytoplasme de la cellule végétale. — *Arch. Anat. micr.*, 20, 1924.
- GUILLIERMOND (A.). — Le vacuome de la cellule végétale. — *Bull. Histol. appl. à la Physiol.*, 1925.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur les relations du système vacuolaire avec l'appareil de Golgi dans les cellules végétales. — *C. R. Ac. Sc.*, 1926.
- GUILLIERMOND (A.). — Nouvelles recherches sur la structure des Cyanophycées. — *Rev. gén. Bot.*, 38, 1926.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur l'origine des vacuoles. — *La Cellule*, 1926.
- GUILLIERMOND (A.). — Observations vitales sur l'instabilité de formes des mitochondries, et sur leur permanence. — *Bull. biol. Fr. et Belgique*, 61, 1927.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur l'action du rouge neutre sur les cellules végétales et sur la coloration vitale du vacuome. — *Bull. Histol. appl. à la Physiol.*, 4, 1927.
- GUILLIERMOND (A.). — The recent development of our idea of the vacuome of Plant cells. — *Amer. Journ. of Bot.*, 1928.
- GUILLIERMOND (A.). — Nouvelles recherches sur la coloration vitale par le rouge neutre dans les cellules végétales. — *C. R. Ac. Sc.*, 1929.
- GUILLIERMOND (A.). — Quelques remarques sur l'app. de Golgi et les méthodes employées pour sa différenciation. — *Arch. Anat. micr.*, 25, 1929.
- GUILLIERMOND (A.). — Le vacuome des cellules végétales. — *Protoplasma*, 9, 1930.
- GUILLIERMOND (A.). — Culture d'un *Saprolegnia* en milieux additionnés de colorants vitaux. — *Bull. Hist. appl. à la Physiol.*, 7, 1930.
- GUILLIERMOND (A.). — Recherches ultramicroscopiques sur les cellules végétales. — *Rev. gén. de Bot.*, 42, 1930.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur l'emploi des méthodes argentiques pour la coloration des plastes. — *C. R. Soc. Biol.*, 1931.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur l'existence fréquente de vacuoles spécialisées dans les végétaux. — *C. R. Ac. Sc.*, 1931.
- GUILLIERMOND (A.). — Sur la présence d'un corps d'aspect oléagineux dans les cellules épidermiques d'*Iris germanica*. — *C. R. Soc. Biol.*, 109, 1932.
- GUILLIERMOND (A.) et MANGENOT (G.). — Obs. cytologiques sur le mode de formation des essences. — *C. R. Ac. Sc.*, 1923.

- GUILLIERMOND (A.), MANGENOT (G.) et PLANTEFOL (L.). — *Traité de Cytologie végétale*. — *Le François édit.*, Paris, 1933.
- GÜNTHER (F.). — Ueber der Bau und die Lebensweise der Euglenen. — *Arch. f. Prot.*, 60, 1928.
- GUSSEWA (K.). — Ueber die geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Edogonium capillare* Ktz. im Lichte der sie bestimmenden Verhältnisse. — *Planta*, 12, 1930.
- HAASE (G.). — Zur Kern — und Fadenteilung von *Ulothrix subtilis*. — *Arch. f. Hydrobiol. und Planktonk.*, 5, 1910.
- HALL (R.-P.). — Osmiophilic inclusions similar to Golgi apparatus in the flagellates *Chromulina*, *Chilomonas* and *Astasia*. — *Arch. f. Prot.*, 69, 1930.
- HALL (R.-P.). — Cytoplasmic inclusions of *Menoidium* and *Euglena*, with sp. ref. to the vacuome and Golgi apparatus of euglenoid flagellates. — *Ann. de Protistol.*, 3, 1931.
- HALL (R.-P.) and JAHN (T.-L.). — On the comparative cytology of certain euglenoid flagellates. — *Trans. amer. micr. soc.*, 48, 1929. Voir aussi : *Science*, 69, 129.
- HAMBURGER. — Zur Kenntnis der *Dunaliella salina*. — *Arch. f. Protist.*, 1905.
- HAMEL (G.). — Chlorophycées des côtes françaises. — Paris, 1930.
- HAMEL (G. et A.). — Sur l'hétérogamie d'une Cladophoracée, *Lola* (nov. g.) *lubrica* (S. et G.). — *C. R. Ac. Sc.*, 1929.
- HANSEN (A.). — Ueber stoffbildung bei den Meeresalgen. — *Mitth. aus d. Zool. St. z. Neapel*, 11, 1893.
- HANSTEEN (B.). — Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 24, 1892.
- HANSTEEN (B.). — Ueber das Fucosan als erstes scheinbares Produkt der Kohlensäureassimilation bei den Fucoideen. — *Id.*, 35, 1900.
- HANSTEN-CRANNER (B.). — Zur Biochemie und Physiologie der Grenzsichten lebender Pflanzenzellen. — *Kristiania*, 1922.
- HANSTEN-CRANNER (B.). — *Planta Arch. f. wiss. Bot.*, 2, 1926.
- HARTMANN (M.). — Beitr. z. Kenntnis der Morphol. und Systematik der Chlamydomonaden : I. *Chl. Braunii*. — *Bull. Soc. imp. Nat. Moscou*, 1890.
- HARTMANN (M.). — Ueber die Kern- und Zellteilung von *Chlorogonium elongatum*. — *Arch. f. Prot.*, 32, 1918.
- HARTMANN (M.). — Unters. über die Morphol. und Physiol. der Phytomonaden. — III Mitt. : Die dauernd agame Zucht von *Eudorina elegans*, exp. Beitr. z. Befrucht. — und Todproblem. — *Arch. f. Prot.*, 43, 1921.
- HAWLITSCHKA (E.). — Die Heterokonten-Gattung *Tribonema*. — *Pflanzenforschung*, H. 15, 1932.
- HAYE (A.). — Ueber den Exkretionsapparat bei den Protisten. — *Arch. f. Prot.*, 70, 1930.
- HAYE (A.). — Untersuchungen über *Dinobryon divergens*. — *Arch. f. Prot.*, 72, 1930.
- HEILBRUNN (L.-V.). — The colloïd chemistry of Protoplasma. — *Protoplasma monographien*, Berlin, 1928.
- HEINZERLING (P.). — Der Bau der Diatomeenzelle. — *Bibl. Botanica*, 69, 1908.
- HENCKEL (A.). — Sur l'anat. et la biol. des Algues marines *Cystoclonium purpurascens* et *Chordaria flagelliformis*. — *Ser. botan. Horti Univ. Petrop.*, St.-Petersbourg, 1902.

- HERDMANN (C.-E.). — Notes on Dinoflagellates and other organismes causing discoloration of the sand at Port-Erin, II et IV. — *Trans. Liverpool Biol. Soc.*, 36 et 38, 1922.
- HIGGINS (E.-M.). — A cytological Investigation of *Stypocaulon scoparium* (L.) Kütz, with especial reference to the unilocular sporangia. — *Ann. of Bot.*, 1931.
- HODGETTS (W.-J.). — *Dicranochaete reniformis* Hier., a freshwater alga new to Britain. — *New Phytol.*, 15, 1916.
- HOMÈS (M.). — Contribution à la cytologie des Plantes carnivores. — *C. R. Soc. Biol.*, 1929.
- HOMÈS (M.). — La question des plantes carnivores, principalement du point de vue cytologique. — *Bull. Soc. Roy de Belgique*, 61, 1929.
- HOSSELET (C.). — Une phase réticulaire du chondriome dans les spermatocytes I de *Culex annulatus*. — *C. R. Soc. Biol.*, 101, 1929.
- HOVASSE (R.). — Quelques données nouvelles sur *Polykrikos Hartmanni* Zimmerman. — *Bull. soc. zool. Fr.*, 58, 1933.
- HOWITT (F.-O.). — Starch envelopes of Pyrenoides. — *Nature*, 125, 1930.
- HUNGER (F.-W.-T.). — Ueber das Assimilationsprodukt der Dictyotaceen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 38, 1902.
- HURST (C. T.) et STRONG (J.-C.). — U. die kultivierung der Mitochondrien in vitro. — *Arch. f. Prot.*, 77, 1932.
- JANET (Ch.). — Le Volvox. — Limoges, 1912.
- JANET (Ch.). — Note préliminaire sur l'œuf du *Volvox globator*. — *Limoges*, 1914.
- JANET (Ch.). — Sur le *Botrydium granulatum*. — *C. R. AC. Sc.*, 1918.
- JOHNSON (L.-N.). — Observations on the zoospores of *Draparnaldia*. — *Bot. Gaz.*, 18, 1893.
- KARSTEN (G.). — Die sogenannten « Mikrosporen » beobachtet an *Corethron valdiviae*. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 22, 1904.
- KARSTSEN (G.). — Bacillariophyta (Diatomee), in: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Leipzig, 1928.
- KATER (J. Mc. A.). — Morphology and Division of *Chlamydomonas*, with reference to the phylogeny of the flagellate neuromotor system. — *Univ. of Californy Publ., Zool.*, 33, 1929.
- KJELLMANN (F.-R.). — Zur Organographie und Systematik der Ægagropilen. — *Upsala*, 1898.
- KLEBS (G.). — Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. — *Unters. aus d. bot. Inst. Tübingen*, 1886-88.
- KLEBS (F.). — Ueber die Bildung der Fortpflanzungszellen bei *Hydrodictyon utriculatum* R. — *Bot. Zeit.*, 1891.
- KLEBS (G.). — Flagellatenstudien. — *Jahrb. f. wiss. Zool.*, 1892.
- KLEBS (G.). — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. — *Jena*, 1896.
- KLERCKER (J.). — Studien u. die Gerbstoffvakuolen. — *Bihang till. sv. vet. Akad. Handl.*, 13, 1888.
- KLERCKER (J.). — Ueber zwei Wasserformen von *Stichococcus*. — *Flora*, 82, 1896.
- KLEIN (J.). — Die Krystalloide der Meeresalgen. — *Jahr. f. w. Bot.*, 1882.
- KNIGHT (M.). — Studies in the Ectocarpaceae. — *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 106, 1929.

- KOCH (L.). — Unters. ü. die bisher für Oel oder Pholoroglucin gehaltenen Inhaltskörper der Fucaceen. — *Dissert. inaug., Rostock*, 1896.
- KØRING (V.). — Neural red reaction. — *Publ. of Univ. of Pennsylvania*, 28, 1929-30.
- KOFOID (C.-A.). — Plankton studies. — I. On *Pleodorina illinoensis*... — III. On *Platydorina*. — *State Lab. Nat. Hist.*, 1898 et 1899.
- KOFOID (C.-A.) and SWEZY (O.). — The free-living unarmored Dinoflagellata. — *Univ. Calif. Mem.*, vol. 5, 1921.
- KOLKOWITZ (R.). — Zur Oekologie und Systematik von *Botrydium granulosum* (L.) Grev. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1926.
- KOPETZKY-RECHPERG (O.). — Ueber die Kristalle in den Zellen der G. *Closterium* Nitzsch (Desmidiaceæ). — *Beih. z. Bot. Centr.*, 47, 1931.
- KOPETZKY-RECHPERG (O.). — Die Zersetzungskörperchen der Desmidiaceenzelle. — *Arch. f. Prot.*, 75, 1931.
- KORSCHIKOFF (A.-A.). — Protistologische Beobachtungen. — *Russ. Arch. f. Protistol.*, 3, 1924.
- KORSCHIKOFF (A.-A.). — On the origin of the Diatoms. — *Beih. z. Bot. Centralbl.*, 40, 1930.
- KORSCHIKOFF (A.-A.). — On the occurrence of Pyrenoids in Heterocontæ. — *Id.*
- KORSCHIKOFF (A.-A.). — Notizen über einige neue apochlorotische Algen. — *Arch. f. Prot.*, 74, 1931.
- KORSCHIKOFF (A.-A.). — Studies on the Vacuolæ, I. — *Arch. f. Protist.*, 78, 1932.
- KUCKUCK (P.). — Beiträge zur Kenntnis der *Ectocarpus*. — Arten der Kieler Fährde. — *Bot. Centralbl.*, 48, 1891.
- KUCKUCK (P.). — Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. — *Biol. Anst. auf Helgoland*, 1897, 1899, et 1912.
- KRETSCHMER (H.). — Beitr. z. Cytologie von *Edogonium*. — *Arch. f. Prot.*, 71, 1930.
- KÜNSTLER (J.). — Contribution à l'étude des Flagellés. — *Bull. soc. zool. Fr.*, 1882.
- KÜNSTLER (J.). — Nouvelle contribution à l'étude des Flagellés. — *Id.*
- KÜNSTLER (J.). — De la constitution du protoplasme. — *Bull. scient. du Nord*, 1882.
- KÜNSTLER (J.). — Les « yeux » des Infus. flagellés. — *Journ. de microgr.*, 10, 1890.
- KÜNSTLER (J.) et PRÉVOST (F.). — La matière vivante. — *Masson, Paris*, 1924.
- KÜSTER (E.). — Beitr. z. Physiologie und Pathologie der Chloroplasten. — *Protoplasma*, 2, 1927.
- KYLIN (H.). — Ueber die Inhaltskörper der Fucoiden. — *Arch. f. Bot.*, 11, 1912.
- KYLIN (H.). — Zur Biochemie der Meeresalgen. — *Zeitschr. f. phys. Chem.*, 83, 1913.
- KYLIN (H.). — Unters. ü. die Bioch. der Meeresalgen. — *Id.*, 94, 1915.
- KYLIN (H.). — Ueber den Bau der Spermatozoiden der Fucaceen. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 34, 1916.
- KYLIN (H.). — Weitere Beiträge zur Biochemie der Meeresalgen. — *Zeitschr. f. phys. Chem.*, 101, 1918.
- KYLIN (H.). — Ueber die Fucosanblasen der Phaeophyceen. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 36, 1918.

- KYLIN (H.). — Ueber die Karotinoiden Farbstoffe der Algen. — *Zeitschr. f. phys. Chem.*, 163, 1927.
- KYLIN (H.). — Ueber das Vorkommen von Apfelsäure bei einiger Braunalge. — *Hoppe-Seyler's Zeitschr. f. Phys. Chemie*, 197, 1931.
- KYLIN (H.). — Ueber die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. — *Lunds Univ. Arsskr.*, n. f., 29, 1933.
- LAGERHEIM (G. von). — Studien über die Gattungen *Conferva* und *Microspora*. — *Marburg Univ. Buchdruckerei*, 1889.
- LAMEERE (A.). — Précis de Zoologie, t. I. — *Doin, Paris*, 1929.
- LAMI (Rob.). — Sur une nouvelle esp. de Laminaire de la région ibérico-marocaine : *Laminaria ibérica* (Hamel) Lami. — *C. R. Ac. Sc.*, 1934.
- LAPICQUE (L.). — Paillettes scintillantes dans le protoplasma des Spirogyres. — *C. R. Soc. biol.*, 1922.
- LAPICQUE (L.). — Sur les corpuscules qui montrent l'agitation protoplasmiques dans les Spirogyres. — *Id.*, 1922.
- LAPICQUE (L.). — Mécanisme des échanges entre la cellule et le milieu ambiant. — *C. R. Ac. Sc.*, 1922.
- LAPICQUE (L.). — Les échanges de liquides : I Echanges cellulaires, II Données de chimie-physique. — *Cours de la Fac. des Sc. de Paris, publié par Cherbulez*. — *Paris*, 1926.
- LAPICQUE (L.) et KERMORGAND. — Acidification par l'asphyxie chez les Spirogyres. Réact. morphol. consécutives. — *C. R. Soc. biol.*, 1923.
- LAUTERBORN (R.). — Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. — *Zool. Inst. Univ. Heidelberg*, 1896.
- LEBLOND (E.). — Recherches sur la morphologie et la cinétique de quelques bio-colloïdes. — *Bull. biol. Fr. et Belgique*, 42, 1928, et *Thèse, Paris*, 1928.
- LEBLOND (E.). — Application de l'étude des bio-colloïdes à la morphologie et à la physiologie du cytoplasma. — *Rev. gen. des Sc. pures et appl.*, 1928.
- LEBOUR (M.-V.). — The Dinoflagellates of northern seas. — *Plymouth*, 1925.
- LEFÈVRE (M.). — Monographie des espèces d'eau douce du g. *Peridinium*. — *Arch. de Bot.*, 2, 1928.
- LEFÈVRE (M.). — Sur la structure de la membrane des Euglènes du groupe *Spirogyra*. — *C. R. Ac. Sc.*, 1932.
- LEFÈVRE (M.). — Recherches sur la biologie et la systématique de quelques Eugléniens. — *Revue Algol.*, 7, 1934.
- LEFÈVRE (M.). — Sur la signification des corpuscules trépidants chez les Desmidiées. — *Vol. jubilaire du Tricentenaire du Museum, Paris*, 1935.
- LEFÈVRE (M.) et BACHRACH (E.). — (v. Bachrach).
- LEMMERMANN (E.), BRUNNTHALER (J.) et PASCHER (A.). — Tétraspores et Proto-coccales, in : *Die Susswasserflora Mitteleuropas*, 1915.
- LEPESCHKINE (W.). — Ueber die Struktur der Protoplasma. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1911.
- LEPESCHKINE (W.). — Kolloïdchemie der Protoplasma. — *Berlin*, 1924.
- LEPESCHKINE (W.). — Ueber das Protoplasma und die Chloroplasten von *Bryopsis plumosa*. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1926.
- LE TOUZÉ. — Contrib. à l'étude histologique des Fucacées. — *Rev. gén. de bot.*, 1912.
- LEWITSKY (G.). — Ueber die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1911.

- LEWITSKY (G.). — Die chloroplastenanlagen Chondriosomen in lebenden und fixierten Zellen von *Elodea*. — *id.*, 1911.
- LIND (A.). — A contribution to the life-history and cytology of two species of *Ulothrix*. — *Ann. of Bot.*, 46, 1932.
- LLOYD (F.-E.) and SCARTH (G.-W.). — The origin of vacuoles. *Science*, 63, 1926.
- LÆB (J.). — Les Protéines. — *Alcan, Paris*, 1924.
- LÆFER (J.-B.). — Morphol. and binary fission by *Heteronema acus*. — *Arch. f. Prot.*, 74, 1931.
- LOUI (J. von). — Fluoreszenzmikroskopische und zytologische Untersuch. die Frage der Individualität der Plastiden. — *Planta*, 12, 1933-31.
- LUBIMENKO (V.). — Rech. sur les pigments des plastes et sur la photosynthèse. La physiologie des plastes. — *Rev. gén. de Bot.*, 1926.
- LUTMAN (B.-L.). — The celle-structure of *Closterium Ehrenbergii* and *Cl. moniliferum*. — *Bot. Gaz.*, 49, 1910.
- LWOFF (A. et M.). — L'app. parabasal et les constituants cytoplasm. de *Leptomonas ctenocephali* Fauth var. *Chattoni* Lav. et Franch. (Flagellé Trypanosomide). — *C. R. Soc. biol.*, 100, 1929.
- LWOFF (A. et M.). — Détermination expérimentale de la synthèse massive de pigment carotinoïde par le flagellé *Haematococcus pluvialis* Flot. — *C. R. Soc. Biol.*, 105, 1930.
- LWOFF (M.). — Recherches biochimiques sur la nutrition des Protozoaires. — *Monogr. de l'Inst. Pasteur, Paris*, 1932.
- MAC ALLISTER (F.). — Nuclear division in *Tetraspora lubrica*. — *Ann. of Bot.*, 27, 1913.
- MAC ALLISTER (F.). — The pyrenoid of *Anthoceros*. — *Amer. Journ. of Bot.*, 1, 1914.
- MAIGE (A.). — Conditions physiologiques de la réaction amylogène uniloculaire ou pluriloculaire des plastes. — *C. R. Ac. Sc.*, 1928.
- MAIGE (A.). — Rôle du cytoplasme dans l'amylogenèse. — *id.*, 1929.
- MAIGE (A.). — Rôle du plaste et du cytoplasme dans la condensation amylogène. — *id.*, 1932.
- MAIGE (A.). — Hétérogénéité physico-chimique des plastes. — *id.*, 1933.
- MAINX (F.). — Unters über Ernährung und Zellteilung bei *Eremosphera viridis* de B. — *Arch. f. Prot.*, 57, 1927.
- MAINX (F.). — Beitr. z. Morphol. u. Physiol. der Eugleninen. — *Arch. f. Prot.*, 60, 1927-28.
- MANGENOT (G.). — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Algues. — *Arch. Morph. gén. et exp., fasc. 9*, 1922, et *Thèse*, Paris, 1922.
- MANGENOT (G.). — A propos de la signification du stigma des Euglènes. — *C. R. soc. Biol.*, 94, 1926.
- MANGENOT (G.). — Sur la présence de vacuoles spécialisées dans les cellules de certains végétaux. — *id.*, 97, 1927.
- MANGENOT (G.). — Sur la localisation des iodures dans les cellules des Algues. — *Bull. soc. bot. Fr.*, 75, 1928.
- MANGENOT (G.). — Sur les phénomènes dits d'aggrégation et la disposition des vacuoles dans les cellules conductrices. — *C. R. Ac. Sc.*, 188, 1929.
- MANGENOT (G.). — Sur les phénomènes de fragmentation vacuolaire dits d'« aggrégation ». — *Arch. Anat. micr.*, 25, 1929.

- MANGENOT G. — Sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Spirogyres. — *C. R. Soc. Biol.*, 101, 1929.
- MANGENOT G. — Action de la caféine sur les cellules des Spirogyres. — *C. R. Soc. Biol.*, 101, 1929.
- MANGENOT (G.). — Données morphol. sur la matière vivante. — *Paris*, 1930.
- MANGENOT (G.). — A propos de la communication de M. Defer, relative aux grains de fucosane. — *Bull. soc. bot. Fr.*, 77, 1930.
- MANGENOT (G.). — Sur les corps irisants de quelques Rhodophycées. — *C. R. Soc. Biol.*, 112, 1932.
- MANGENOT (G.). — Sur certains constituants figurés du protoplasme des *Vaucheria*. — *C. R. Soc. Biol.*, 116, 1934.
- MANGENOT (G.) et NARDI (R.). — Les plastes d'*Acetabularia mediterranea* Lamour. — *Recueil de Trav. cryptog. dédiés à L. Mangin*, Paris, 1931.
- MANGENOT (G.) et POISSON (R.). — Sur une Vampyrele s'attaquant aux Closteries. — *C. R. Soc. Biol.*, 113, 1933.
- MANGENOT (G.), GUILLERMOND (A.) et PLANTEFOL (L.). — (V. à Guilliermond, 1933).
- MANGIN (L.). — Observations sur la constitution de la membrane chez les Péridiniens. — *C. R. Ac. Sc.*, 1907.
- MASCRÉ (M.). — Sur la fixation du chondriome de la cellule végétale. — *C. R. Ac. Sc.*, 1927.
- MAST (S.-O.). — Light and the behavior of organisms — *New-York*, 1911.
- MAST (S.-O.) (et GRAVE). — The process of orientation in the colonial organism. *Gonium pectorale*, and a study of the structure and function of the eye-spot. — *Journ. of exp. Zool.*, 20, 1916.
- MAST (S.-O.). — Eyes in Volvox and their function. — *Anat. Rec.*, 24, 1922.
- MAST (S.-O.). — Structure and function of the eye-spot in unicellular and colonial organisms. — *Arch. f. Prot.*, 60, 1927-28.
- MEVES (Fr.). — Ueber das Vorkommen von Mitochondrien, Chondriosomen und Chondriomiten in Pflanzenzellen. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1904.
- MEVES (Fr.). — Die Chloroplastenbildung bei den höheren Pflanzen und die Allinante. — *id.*, 1916.
- MEVES (Fr.). — Zur Kenntnis der Bau pflanzlicher Spermien. — *Arch. f. mikr. Anat.*, 1918.
- MEYER (A.). — Ueber die Struktur der Stärkekörner. — *Bot. Zeitzg.*, 39, 1881.
- MEYER (A.). — Ueber krystalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. — *id.*, 41, 1883.
- MEYER (A.). — Ueber die Krystalloide und ü. die Stärkekörner. — *Jena*, 1895.
- MEYER (A.). — Unters ü. die Stärkekörner. — *Jena*, 1895.
- MEYER (A.). — Orientierende Unters ü. Verbreitung und chemie des Volutins. — *Bot. Zeitzg.*, 1904.
- MEYER (A.). — Ueber die Chondriosomen in pflanzenlichen Zellen. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1911.
- MEYER (A.). — Protoplasmastrukturen. — *Arch. f. Zellforsch.*, 1914.
- MEYER (A.). — Morphol. und physiol. Analyse der Zelle. — *Jena*, 1921.
- MEYER (A.). — Die Hülle der Chromatophoren. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1922.
- MEYER (K.-J.). — Algues vertes du Baikal. — *Arch. f. Prot.*, 72, 1930.
- MILLER (V.). — Untersuch ü die Gattung *Botrydium* Wallroth. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1927.

- MILOVIDOV (P.-F.). — Obs. vitales sur l'altération du chondriome chez le *Saprolegnia* sous l'influence de divers facteurs externes. — *Rev. gén. de Bot.*, 41, 1929.
- MIRANDA (F.). — Remarques sur quelques algues marines des côtes de la Manche. — *Revue algologique*, 6, 1932.
- MIRANDE (M.). — Sur la métachromatine des Characées. — *C. R. Ac. Sc.*, 1918.
- MIRANDE (M.). — Sur le chondriome, les chloroplastes et les corpuscules nucléaires des *Chara*. — *id.*, 1919.
- MÆWUS (Fr.). — Neue Chlamydomonaden. — *Arch. f. Prot.*, 75, 1931.
- MÆWUS (Fr.). — Unters. ü. die Variabilität von Chlamydomonaden. — *Arch. f. Prot.*, 80, 1933.
- MOLISCH (H.). — Handb. d. Microchemie der Pflanzen. — *Jena*, 1921.
- MOREAU (Mme F.). — Les corpuscules métachromatiques des Algues. — *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1913.
- MOREAU (F.). — Le chondriome et la division des mitochondries chez les *Vaucheria*. — *Bull. soc. bot. Fr.*, 1914.
- MOREAU (F. et Mme). — Sur le chondriome d'une Algue verte, *Coccomyxa Solorinae*. — *C. R. Soc. biol.*, 1916.
- MOREAU (F. et Mme). — Sur le chondriome. *id.* — Note rectificative. — *Id.*, 1916.
- MOTTIER (D.-M.). — Chondriosomes and the primordia of chloroplasts and leucoplasts. — *Ann. of Bot.*, 32, 1918.
- NASSONOW (D.). — Der Exkretionsapparat der Protozoa als Holmgren — Golgischen Apparat der Metazoarzellen. — *Arch. mik. Anat.*, 1924.
- NEMEC B. — Ueber experim. Neubildung von Vakuolen im Haut unkleideten Zellen. — *Sitzber. d. kön. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag.*, 1900.
- NICOLOSI-RONCATI (F.). — Genesi dei Chromatofori nelle Fucoidae. — *Bull. soc. Bot. Ital.*, 1912.
- OKAMURA (K.). — On *Laminaria* of Japan. — *Bot. Magaz.*, 10, 1896.
- OKAMURA (K.). — *Undaria* and its species. — *Bot. Magaz.*, 29, 1915.
- OLTMANN (Fr.). — Morphologie und Biologie der Algen. — *Jena*, 1922-23.
- OVERTON (E.). — Beitr. zur Kenntnis der Gattung *Volvox*. — *Bot. Centralbl.*, 39, 1889.
- OVERTON (E.). — Ueber die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Tierzelle. — *Viert. naturf. ges. Zurich*, 40, 1895.
- OVERTON (E.). — Studien über die Aufnahme Anilinfarbe durch die lebende Zelle. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 34, 1900.
- PALLA (E.). — Ueber ein neues Organ der Conjugatenzelle. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 12, 1894.
- PARAT (M.). — Contr. à l'étude morphol. et physiol. du cytoplasme. — *Arch. Anat. micr.*, 24, 1928, et *Thèse*, Paris, 1928.
- PASCHER (A.). — Ueber die Beziehungen der Cryptomonaden zu den Algen. — *Ber d. d. bot Ges.*, 29, 1911.
- PASCHER (A.). — Ueber Flagellaten und Algen. — *Ber d. d. bot Ges.*, 32, 1914.
- PASCHER (A.). — Zur Auffassung der Farblosen Flagellatreihen. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 53, 1916.
- PASCHER (A.). — Ueber die Uebereinstimmungen zwischen Diatomeen, Heterokonten und Chrysomonaden. — *Ber d. d. bot. Ges.*, 39, 1921.
- PASCHER (A.). — Die braune Algenreihe der Chrysophyceen. — *Arch. f. Prot.*, 52, 1925.

- PASCHER (A.). — Heterokontae, in *Die Süsswasserflora Mitteleuropas*, 1925.
- PASCHER (A.). — Volvocales, in *id.*, 1927.
- PASCHER (A.). — Eine Chrysomonade mit gestielten und verzweigten kolonien. — *Arch. f. Prot.*, 57, 1927.
- PASCHER (A.). — Eine neue stigmatisierte und phototaktische Amöbe. — *Biol. Zentralbl.*, 50, 1930.
- PASCHER (A.). — Zur Kenntnis der heterokonten Algen. — *Arch. f. Prot.*, 69, 1930.
- PASCHER (A.). — Neue Volvocalen. — *Arch. f. Prot.*, 69, 1930.
- PASCHER (A.). — Ueber einen Fall von Widerstreit zwischen Zellform und Koloniebildung. — *Arch. f. Prot.*, 70, 1931.
- PASCHER (A.). — Ueber einen grünen, assimilationsfähigen plasmodialen Organismus in den Blättern von *Sphagnum*. — *Arch. f. Prot.*, 72, 1930.
- PASCHER (A.). — Eine neue braune Fadenalge des Süßwassers (Chrysophyceae). — *Arch. f. Prot.*, 73, 1931.
- PASCHER (A.). — Ueber einige neue oder kritische Heterokonten. — *Arch. f. Prot.*, 77, 1932.
- L'AVILLARD (J.). — Observations sur les Diatomées. — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 61, 1914.
- PENSA (A.). — Alcune formazioni endocellulari nei Vegetali. — *Anat. Anzeig.*, 37, 1910.
- PETERSCHLIKA (Fr.). — Kernteilung und Pyrenoidvermehrung bei *Mougeotia*. — *Arch. f. Prot.*, 45, 1922.
- PETROVA (J.). — Eine neue festsitzende Protococcalengattung : *Tetraciella* n. g. — *Arch. f. Prot.*, 71, 1930.
- PFEFFER (W.). — Ueber die Aufnahme der Anilinfarben in lebende Zelle. — *Unters. bot. Inst. Tübingen*, 2, 1886.
- PFEFFER (W.). — Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vacuolen, nebst Bemerkungen ü. d. Aggregatzustand, der Protoplasmas, und ü. osmotische Vorgänge. — *Abh. Math. Phys. K. Sachs. Ges. Wiss.*, 16, 1890.
- PHILIPS (R. W.). — On vacuolar pseudopodia in a species of *Callithamnion*. — *Rev. algol.*, 2, 1925.
- PIERCY (A.). — The structure and mode of life of a form of *Hormidium flaccidum*. — *Ann. of. Bot.*, 31, 1917.
- PONORAREW. — Zur Kenntnis der Chloroplastenbau. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1914.
- PONTILLON (Ch.). — Sur les variations quantitatives du fucosane dans le *Fucus serratus* L. — *C. R. Soc. Biol.*, 95, 1926.
- POPOVICI (H.). — Quelques remarques sur les oléoplastes des Hépatiques. — *C. R. Ac. Sc.*, 1927.
- POUCHET (G.). — Contr. à l'histoire des Cilioflagellés. — *Journ. d'Anat. et Physiol.*, 19, 1883, avec suite dans : *id.*, 21 et 23, 1885 et 1887.
- POULTON (E.-M.). — Etude sur les Hétérokontes. — *Univ. de Genève, Fac. des Sc., Labo. de Bot.*, 10^e série, fasc. 11 ; thèse n° 777 : 1925.
- POULTON (E.-M.). — Further studies on the Heterokonte ; some Heterokontae of New England. — *New Phytol.*, 29, 1930.
- PRAT (S.). — Ueber Vitalfärbung der Meeresalgen. — *Protoplasma*, 13, 1931.
- PRENANT (M.). — Etudes histologiques sur les peroxydases animales. — *Arch. de morph. gén. et exp.*, 21, 1924.
- PRINGSHEIM (N.). — Ueber Lichtwirkung über Chlorophyllfunktion in d. Pflanze. — *Jahrb. f. wiss. Biol.*, 12, 1879-81.

- PRINTZ (H.). — Obs. on the structure and reproduction in *Urospora* Aresch.. — *Særstrykk av Nyt Magazin f. Naturv.*, 70, 1932.
- PROWAZEK. — Flagellatenstudien. — *Arch. f. Prot.*, 2, 1903.
- PUYMALY (DE). — Recherches sur les Algues vertes aériennes. — *Thèse*, Paris, 1924.
- REICHENOW. — Unters. an *Hematococcus pluvialis*.. — *Arb. a. d. Kais. Ges.*, 33, 1910.
- REICHENOW. — Ergebnisse mit den Nuclealfärbung bei Protozoen. — *Arch. f. Prot.*, 61, 1928.
- REINKE (J.). — Beiträge zur Kenntnis der Tange. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 10, 1876.
- REGAUD (Cl.). — Participation du chondriome à la formation des grains de ségrégation. — *C. R. Soc. Biol.*, 1909.
- REGAUD (Cl.). — Les mitochondries, organites du protoplasme, considérés comme les agents de la fonction éeclétique. — *Rev. de Médecine*, 1911.
- REVERDIN (L.). — Une nouv. esp. de *Raphidium* planctonique : *R. spirochroma* L. Rev. — *Bull. Soc. bot. Gen.*, 9, 1917.
- RICHARD (J.). — Sur le contenu cellulaire des *Fucus*. — *Rev. gén. de Bot.*, 41, 1929.
- RICHARD (J.). — Sur la structure des spermatozoïdes de *Fucus*. — *C. R. Soc. Biol.*, 1932.
- ROSTAFINSKI. — Hydrurus. — *Krahaucr Akad.*, 10, 1882.
- ROTHERT (W.). — Die Augenflecke der Algen und Flagellaten, ein Chromoplast. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 32, 1914.
- RUDOLPH (K.). — Chondriosomen und Chromatophoren. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1912.
- RUMJANTZEW (A.) et WERMEL (E.). — Unters. ü. den Protoplasmaabau von *Actinosphaerium Eichornii*. — *Arch. f. Prot.*, 52, 1925.
- RYSSSELBERGHE (V.). — Het osmotisch vermogen van plantencellen en de concentratie der omgevende vloeistof. — *Handel. v. h. eerste Vlaamsche Natuur- und Geneeskundig Congres*, Gand, 1898.
- RYSSSELBERGHE (V.). — Réaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu. — *Mem. Acad. roy. de Belgique*, 58, 1899.
- SAKSENA (R.-K.). — Obs. sur le chondriome de *Pythium de Baryanum* Hesse. — *C. R. Soc. biol.*, 111, 1932.
- SAPEHIN (A.). — Ein Beweis der Individualität der Plastiden. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1913.
- SAPEHIN (A.). — Unters. ü. die Individualität der Plastiden. — *Arch. f. Zellforsch.*, 1915.
- SAUVAGEAU (C.). — Sur quelques Myrionémacées. — *Ann. des Sc. nat., Bot.*, 8^e série, 5, 1898.
- SAUVAGEAU (C.). — Sur les glandes à mucilage de certaines Laminaires. — *C. R. Ac. Sc.*, 162, 1916.
- SAUVAGEAU (C.). — Recherches sur les Laminaires des côtes de France. — *Mem. Ac. Sc. Inst. Fr.*, 56, 2 série, 1918.
- SAUVAGEAU (C.). — Sur le *Carpomitra Cabrerae*. — *Bull. stat. biol. Arcachon*, 23, 1926.
- SCARTH (G.-W.). — The mecanism of accumulation of dyes in living cells. — *Plant Physiol.*, 1926.

- SCARTH (G.-W.). — The structural organization of plant protoplasm in the light of micurgy. — *Protoplasma*, 2, 1927.
- SCHERFFEL (A.). — *Asterococcus n. g. superbus* (Cienk.) Scherffel und dessen angebliche Beziehungen zu *Eremosphæra*. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 26, 1908.
- SCHERFFEL (A.). — Beiträge zur Kenntnis der Chrysomonadineen, II. — *Arch. f. Prot.*, 57, 1927.
- SCHERRER (A.). — Die Chromatophoren und Chondriosomen von *Anthoceros*. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 1913.
- SCHIMPER (W.). — Unters. ü. das Wachstum der Stärkekörner. — *Bot. Ztg.*, 1881.
- SCHIMPER (W.). — Ueber die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. — *id.*, 1883.
- SCHIMPER (W.). — Ueber Chlorophyllkörner, stärkebildner und Farbkörper. — *id.*, 1883.
- SCHIMPER (W.). — Unter. ü. die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. — *Jahr. f. wiss. Bot.*, 1885.
- SCHILLER (J.). — Ueber die Entstehung der Plastiden aus dem Zellkern. — *Oesterr. Bot. Zeitschr.*, 1909.
- SCHILLER (J.). — Beobachtungen ueber die Entwicklung des roten Augenfleckes bei *Ulva lactuca*. — *idem*, 1923.
- SCHMIDLE (W.). — *Chlamydomonas grandis* Stein und *Chl. Kleinii* Schmidle. — *Flora*, 82, 1896.
- SCHMIDT (W.-J.). — Rheoplasma und Stereoplasma. — *Protoplasma*, 7, 1929.
- SCHMIDT (W.-J.). — Der submikroskopische Bau des Chromatins, II : U. die Doppelbrechung der Isosporenkerne von *Thalassicola*. — *Arch. f. Prot.*, 78, 1932.
- SCHMITZ (Fr.). — Beobachtungen ü. die vielkernigen Zellen der Siphonocladaceen. — *Festschrift z. Feier der hundertjährigen Bestehens des Naturforscher-Gesellschaft zu Halle*, 1879.
- SCHMITZ (Fr.). — Die Chromatophoren der Algen. — *Bonn*, 1882. — *Traduct. française dans: Rev. des sc. nat.*, 3^e série, 2, 1883.
- SCHMITZ (Fr.). — Beitr. z. Kenntnis der Chromatophoren. — *Jahr. f. wiss. Bot.*, 1884.
- SCHÜTT (Fr.). — Die Peridineen der Plankton-Expedition. — *Kiel und Leipzig*, 1895.
- SCHWARZ. — Die morpholog. u. chem. Zusammensetzung des Protoplasma. — *Breslau*, 1887.
- SCHWARZ (E.). — Die Formwechsel von *Ochrosphæra neapolitana*. — *Arch. f. Prot.*, 1932.
- SEIFRIZ (W.). — The alveolar structure of protoplasma. — *Protoplasma*, 9, 1930.
- SEIFRIZ (W.). — More about the spiral habit. — *Science*, 78, 1933.
- SENN. — Flagellata in : *Die natürl. Pflanzenreich*, Leipzig, 1900.
- SMITH (G.-M.). — *Tetrademus*, a new four-celled cenobioic Alga. — *Bull. Torr. Bot. Club*, 40, 1913.
- SMITH (G.-M.). — The cell-structure and colony formation in *Scenedesmus*. — *Arch. f. Prot.*, 32, 1914.
- SMITH (G.-M.). — Cytological studies on the Protococcales : I. Zoospore-formation in *Characium Sieboldi* A. Br. — *Ann. of Bot.*, 30, 1916.

- SMITH (G.-M.). — *Idem*: II. Cell-structure and zoospore formation in *Pedias-trum Boryanum* (Turp.) Menegh. — *id.*, 30, 1916.
- SMITH (G.-M.). — *Idem*: III. *Tetradron minimum*. — *id.*, 32, 1918.
- SODERSTRÖM (E.). — Ueber den anatomischen Bau von *Desmarestia aculeata* (L.) Lamour. — *Bih. t. k. Svenska Vet. Ak.*, 14, 1889.
- SPEETH (C.). — Ueber Kernveränderung bei *Actinosphaerium* in Hunger-und Encystierungskulturen. — *Arch. f. Prot.*, 40, 1919.
- SPEK (J.). — Oberflächungs-differenzen als eine Ursache der Zellteilung. — *Arch. Entw. Mech.*, 44, 1918.
- SPEK (J.). — Die amöboiden Bewegungen und Strömungen in den Eizellen einiger Nematoden... — *Id.*, 44, 1918.
- STEIN (F. v.). — Der Organismus des Infusionsthiers, II. Flagellaten. — Leipzig, 1878.
- STEINECKE (Fr.). — Die Gypscristalle der Closterien als statolithen. — *Bot. Arch.*, 14, 1926.
- STEINECKE (Fr.) et ZIEGENSPECK (H.). — Veränderungen im Pyrenoid während der Stärkeproduktion. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 46, 1928.
- STEVENS (F.-L.). — The compound oosphere of *Albugo Bliti*. — *Bot. Gaz.*, 28, 1899.
- STEVENS (F.-L.). — Gametogenesis and Fertilization in *Albugo*. — *id.*, 32, 1901.
- STRASBURGER (E.). — Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. — *Jena. Zeitschr. N. F.*, 19, 1878.
- STRASBURGER (E.). — Ueber Zellbildung und Zellteilung. — 3 Aufl., Jena, 1880.
- SZEJNMAN (A.). — Observations vitales sur la formation des pyrénoides chez les *Spirogyra*. — *Acta Soc. Bot. Poloniae*, 10, 1933.
- THURET (G.) et BORNET (E.). — Etudes phycologiques. — Paris, 1878.
- TIEGHEM (Ph. van). — Hydroleucites et grains d'aleurone. — *Journ. de Bot.*, 1888.
- TIEGHEM (Ph. van). — Traité de Botanique. — Paris, 1891.
- TILDEN (J.-E.). — Some hypothesis concerning the phylogeny of the Algae. — *Americ. Nat.*, 62, 1928.
- TIMBERLAKE (H. G.). — Starch-formation in *Hydrodictyon utriculatum*. — *Ann. of Bot.*, 15, 1901.
- TIMBERLAKE (H. G.). — Development and structure of the swarm-spores of *Hydrodictyon*. — *Trans. Wisconsin Acad. Sc., Arts and Letters*, 13, 1901.
- TOLLENS (B.) et GÜNTHER (A.). — *Ber. d. d. chem. Ges.*, 23, 1890.
- TUZET (O.). — Recherches sur la spermatogenèse des Prosobranches. — *Arch. de zool. exp. et gen.*, 70, 1930.
- VARITCHAK (B.). — Contr. à l'étude du développement des Ascomycètes. — Thèse, Paris, 1931.
- VIGNAL. — Recherches sur les Noctiluques. — *Trav. du Lab. d'Histol. du Collège de Fr. et Arch. de Physiol.*, 1878.
- VOLKONSKY (M.). — Les grains des porocytes et des cellules sphéruleuses de l'Ascon *Clathrina coriacea* (Mont.). — *Bull. soc. zool. Fr.*, 54, 1929.
- VOLKONSKY (M.). — Les constituants cytoplasmiques de *Polytoma urella* Ehr.. Existence d'un leucoplaste. — *C. R. Soc. Biol.*, 105, 1930.
- VOLKONSKY (M.). — Les variations du plaste de *Polytoma urella* et son rôle dans l'assimilation des substances azotées. — *C. R. Soc. Biol.*, 105, 1930.

- VONWILLER (P.). — Ueber den Bau des Plasmas der niedersten Tiere. — *Arch. f. Prot.*, 38, 1918.
- VRIES (A. de). — Plasmolytische Studien u. die Wand der Vacuolen. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1885.
- VRIES (A. de). — Ueber die Aggregation in Protoplasma von *Drosera rotundifolia*. — *Bot. Zeit.*, 1886.
- WAGNER (H.). — On the eye-spot and Flagellum in *Euglena viridis*. — *The Journ. of the Linn. soc.*, London, 27, 1930.
- WAGNER (N.). — Le chondriome des embryons des graines au cours de la maturation et de la germination. — *Arch. anat. micr.*, 1930.
- WALLIN (J. E.). — On the nature of mitochondria. — *Am. Journ. Anat.*, 1922, 1923, 1924 et 1925.
- WALLIN (J. E.). — Obs. on mitochondrial growth in artificial culture media. — *Proc. soc. exp. biol. and med.*, 25, 1928.
- WEBER (F.). — Schraubenplasmolyse bei *Spirogyra*. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 43, 1925.
- WENT (F.). — Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Teilung. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1888.
- WENT (F.). — Die Vacuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. — *Bot. Zeit.*, 1889.
- WEST (W. et G.-S.). — A monograph of the British Desmidiaceae. — London, 1904.
- WEST (G.-S.) et FRITSCH (F.-E.). — A treatise on the british Freshwater Algae. — *Cambridge Univ. Press*, 1927.
- WILLE (N.). — Studien über Chlorophyceen. — *Vid.-selsk. Skrifter. I Math.-naturv. Klasse, Christiania*, 1900.
- WILLIAMS (M.). — Contrib. to the cytology and phylogeny of the siphonaceous Algae : I. The Cytology of the Gametangia of *Codium tomentosum* (Stack.). — *Proc. Linn. Soc. New-South-Wales*, 50, 1925.
- WISSELINGH (van). — On the tests for tannin in the living plants and on the physiological significance of tannin. — *Proc. K. Akad. Wet. Amsterdam*, 1910.
- WORONIN. — *Chromophyton Rosanofii*. — *Bot. Zeitg.*, 1880.
- WURMSER (R.). — Oxydations et Réductions. — Paris, 1930.
- YENDO (K.). — On the mucilage glands of *Undaria*. — *Ann. of Bot.*, 23, 1909.
- YENDO (K.). — The development of *Costaria*, *Undaria* and *Laminaria*. — *id.*, 25, 1911.
- ZACHARIAS (E.). — Ueber Kern-und Zelltheilung. — *Bot. Zeit.*, 46, 1888.
- ZIMMERMANN (W.). — Zur Entwicklungsgeschichte und Cytologie von *Volvox*. — *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 40, 1921.
- ZIMMERMANN (W.). — Neue einzellige Helgoländer Meeresalgen. Zugleich ein Beitr. z. Polarität der Algen. — *Ber. d. d. bot. Ges.*, 41, 1923.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Cytologie des Infusoires ciliés.

Vu et approuvé :

Paris, le 9 mars 1935,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
Ch. MAURAIN.

Vu
et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,
S. CHARLÉTY.

IMP. LOUIS JEAN — GAP
PÉRIODIQUES — PUBLICATIONS
BUREAU : PARIS, GRENOBLE, CASABLANCA

